Misonne, X. (1959): Analyse zoogeographique des mammifères de l'Iran. Inst. R. Sc. nat. de Belgique Mémoires **59**, 158 p.
Orlov, V. N. (1969): The chromosome complements of some species of *Meriones* from Armenia. The Mammals (Evolution, Karyology, Taxonomy, Fauna), 121—122 (russ.).
Smirin, W. M. (1960): Über die Verbreitung einiger Säugetiere in dem Syr-Darja-Delta. Bull. Soc. Natur de Moscou **65**, 136—137 (russ.).
Tolstov, S. P.; Kes, A. S. (1960): Unterlauf der Amur-Darja, Ssary-Kamysch, Usboj. Materialien der Choresm-Expedition. Ethnogr. Inst. Geogr. Inst. der Akad. Wiss. UdSSR, Moscau, 346 S. (russ.).
Vorontsov, N. N.; Korobitsina, K. V. (1969): The comparative karyology of the highest gerbills (Genera *Meriones* and *Rhombomys;* Gerbillinae, Rodentia). The Mammals (Evolution, Karyology, Taxonomy, Fauna), 111—116 (russ.).

Während der Drucklegung dieses Beitrages ist Herr Professor Dr. W. G. Heptner verstorben. Anfragen nach Sonderdrucken sollten an seine ehemalige Adresse, Zoologisches Museum, U 1 Gerzena 6, Moskau K — 9, UdSSR, gerichtet werden.

Vergleichende Riechschwellenbestimmungen bei neotropischen Chiropteren
(Desmodus rotundus, Artibeus lituratus, Phyllostomus discolor)

Von U. Schmidt

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 20. 2. 1975

I. Einführung

Wegen ihres einzigartigen Orientierungssystems, der Echoortung, sind die Fledermäuse zum bevorzugten Forschungsobjekt vieler Sinnesphysiologen geworden. Während die Kenntnis des akustischen Systems recht umfangreich ist, befassen sich nur wenige Untersuchungen mit den anderen Sinnesorganen (Neuweiler 1966). Diesen Arbeiten läßt sich jedoch entnehmen, daß dem Gesichts- und Geruchssinn in vielen Lebensbereichen eine bedeutende Rolle zukommt (Suthers 1970). Da die Chiropteren eine sehr heterogene Ordnung sind, können allerdings keine generellen Aussagen gemacht werden. Die beiden Unterordnungen Megachiroptera und Microchiroptera unterscheiden sich durch ihre Orientierungsweise: Die Flughunde (Megachiroptera) besitzen, bis auf eine Ausnahme (Kulzer 1960), keine Ultraschallortung, sie orientieren sich hauptsächlich optisch (Neuweiler 1962); bei den Microchiropteren stellt die Echopeilung das Hauptorientierungssystem dar. Allerdings bilden die Microchiropteren

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 269—298

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

keine einheitliche Gruppe, sie haben sich in eine Vielzahl verschiedener Ernährungstypen aufgespalten: Einige erbeuten Insekten ausschließlich im Fluge, andere nehmen diese auch vom Boden auf (ROER 1969). In den Tropen findet man Fledermausarten, die sich von Früchten oder von Nektar und Pollen ernähren, solche, die Fische oder kleine Landwirbeltiere fangen, und andere, die nur vom Blut von Vögeln und Säugern leben. Bei vielen Arten ist es wahrscheinlich, daß das Auffinden und die Auswahl der Nahrung olfaktorisch erfolgt.

In Verhaltensversuchen mit Nilflughunden *(Rousettus aegyptiacus)* konnten MÖHRES und KULZER (1956) eine olfaktorische Orientierung zur Nahrungsquelle feststellen. Diese Tiere waren in der Lage, im Flug noch 100 mg Bananenmus zu lokalisieren. Auch konnten sie künstlichen Bananenäther vom Geruch der Bananen unterscheiden. Bei fruchtfressenden Microchiropteren liegen Beobachtungen von MANN (1951) vor. Er beschreibt, wie *Phyllostomus hastatus* unter dem Laub des Urwaldbodens verborgene Bananenstücke auffand. KOLB (1961) hat die Bedeutung des Geruchsorgans bei insektenfressenden Fledermäusen nachgewiesen. Verschiedene europäische Fledermausarten *(Myotis myotis, Eptesicus serotinus, Nyctalus noctula, Plecotus auritus* und *Pipistrellus nathusii)* waren imstande, lebende und abgetötete Insekten geruchlich aufzuspüren. Die größte Entfernung, in der *Plecotus* Insekten noch wahrnehmen konnte, betrug 20 cm. Es war diesen Tieren auch möglich, eine Auswahl zwischen genießbaren und ungenießbaren Insekten zu treffen. Nach KOLB (1973) soll *Myotis myotis* spezielle Laute (Riechlaute) besitzen, die Geruchsmoleküle von der Beute ablösen, um deren Konzentration in der Umgebung zu erhöhen.

Noch völlig ungeklärt ist die Rolle des Geruchssinnes im Sozialverhalten der Chiropteren. Zwar lassen eine Vielzahl von Drüsen, die an den unterschiedlichsten Körperstellen vorkommen (EISENTRAUT 1957), eine olfaktorische Beeinflussung des Verhaltens vermuten, doch fehlen jegliche experimentellen Hinweise. Für das Sekret der Nackendrüsen von *Pteropus* nimmt NELSON (1965) an, daß es zur Markierung des Territoriums dient. NEUWEILER (1969) konnte diese Angaben für die indischen Flughunde allerdings nicht bestätigen. Er diskutiert, daß der Duft dieses Sekretes die Synchronisation der Fortpflanzungsstimmung bewirkt. Wie KULZER (1958) bei der Aufzucht von *Rousettus* feststellen konnte, ist auch ein individuelles geruchliches Erkennen möglich. Wurden zwei Jungtiere von ihren Müttern getrennt und in ein Gazesäckchen gehüllt, so flogen die Weibchen jedes rufende Junge an: „Das Säckchen mit dem fremden Jungen wurde nur kurz beschnuppert und dann nicht mehr beachtet, das Säckchen mit dem eigenen Jungen dagegen intensiv bearbeitet. Auch die beiden Jungen erkennen die Muttertiere an ihrem Duft“ (cit. KULZER 1958). Letzteres fand KULZER (1962) auch bei *Tadarida condylura.*

Die wenigen anatomischen und histologischen Untersuchungen des olfaktorischen Systems der Chiropteren zeigen, daß Nase und Riechhirn bei den einzelnen Spezies sehr unterschiedlich ausgebildet sind. Aus volumetrischen Messungen an Fledermausgehirnen (STEPHAN und PIRLOT 1970; BARON 1973) geht hervor, daß nur bei den Megachiropteren der Bulbus olfactorius die gleiche Ausprägung besitzt wie bei den „basalen Insektivoren“ (STEPHAN 1967). Bei allen Microchiropteren ist das Riechhirn eine regressive Struktur, auch finden sich große Differenzen zwischen den Arten. Während insektivore Fledermäuse sehr kleine Bulbi olfactorii besitzen, sind diese bei nektar-, frucht- und blutfressenden Arten etwa doppelt so groß. Aber selbst bei den europäischen, insektenfressenden Fledermäusen zeigen sich Unterschiede. Schon GROSSER (1902) stellte bei *Rhinolophus* eine geringere Entwicklung der Nasenmuscheln als bei *Myotis* fest. Vergleichende histologische Untersuchungen des Riechepithels haben ergeben, daß sich beide Gattungen auch hinsichtlich der Riechzellendichte und der Gesamtzahl der Rezeptoren unterscheiden (KOLB und PISKER 1964;

KOLB 1971). *Rhinolophus ferrumequinum* besitzt ca. 27,4 Rezeptoren/mm² und *Myotis myotis* ca. 31,6 Rezeptoren/mm²; die Gesamtzahl der Riechzellen wird bei *Rhinolophus* mit 1 963 000 und bei *Myotis* mit 5 949 000 angegeben.

In diesem kurzen Literaturüberblick wurden Arbeiten über die Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* ausgespart. — Es gibt keine Angaben in der Literatur, die sich auf das Riechvermögen der beiden anderen von mir untersuchten Arten, *Artibeus lituratus* und *Phyllostomus discolor* beziehen. Der morphologische Aufbau der Nase läßt jedoch bei ihnen einen scharfen Geruchssinn erwarten (KÄMPER und SCHMIDT, in Vorb.).

Desmodus ist eine der am besten untersuchten tropischen Fledermäuse. Als erster hat MANN (1960) bei volumetrischen Gehirnvergleichen festgestellt, daß die Bulbi olfactorii bei *Desmodus* besser entwickelt sind, als bei der insektenfressenden *Histiotus montanus* und der nektarsaugenden *Glossophaga soricina*. Nur die omnivore *Phyllostomus hastatus* besitzt ein größeres Riechhirn. MANN diskutiert auch die Bedeutung des olfaktorischen Sinnes für die Beutesuche: "y sobre todo su notable capacidad de encontrar a las gallinas encerradas en jaulas con paredes de bambú en la selva amazónica. En estos casos no existen ni siquiera posibilidades visuales que pueden guiarlo. Solamente estimulos olfactorios parecen reunir bajo tales condiciones los requisitos que pueden conducir a la detección de las victimas." Einen Hinweis darauf, daß bei der Auswahl der Beutetiere geruchliche Faktoren eine Rolle spielen, geben Beobachtungen von GREENHALL (1963, 1965). Er berichtet, daß Nacht für Nacht dieselben Rinder von Vampirfledermäusen angefallen wurden, während andere Tiere der gleichen Herde verschont blieben. Auch die Selektion bestimmter Menschen als Beute läßt sich nur durch olfaktorische Orientierung erklären (GOODWIN und GREENHALL 1961: "It seems that certain humans being singled out and bitten, while others that have slept unprotected in the same room at the same time are not molested). Auf die gleiche Weise ließe sich deuten, daß Vampire in gemischten Rinderherden einige Rassen (z. B. Schweizer Rinder) stark bevorzugen, während andere (Cebu) fast nie gebissen werden (SCHMIDT et al. 1970, 1971). Läßt man Vampirfledermäuse im Labor an Meerschweinchen fressen, so kann man beobachten, daß sie zuerst minutenlang an verschiedenen Körperregionen der Beute schnüffeln, ehe sie eine geeignete Bißstelle auswählen (SCHMIDT und GREENHALL 1972; GREENHALL 1972). Es ist möglich, daß bei dieser Auswahl neben thermischen und taktilen auch olfaktorische Eindrücke verarbeitet werden.

Die Funktion des Geruchssinnes im Sozialverhalten von *Desmodus* läßt sich noch nicht übersehen. Bei jeder Kontaktaufnahme zwischen zwei Tieren findet ein kurzes Beschnuppern statt (SCHMIDT und MANSKE 1973). Dies deutet darauf hin, daß sich die Tiere individuell am Geruch erkennen, das Geschlecht des Partners bestimmen, oder feststellen, ob es ein Mitglied der eigenen Kolonie ist.

Nur wenige physiologische Experimente liegen über das Riechvermögen der Vampirfledermäuse vor. In Voruntersuchungen zu dieser Arbeit wurden zwei *Desmodus* auf Buttersäure dressiert. Es zeigte sich, daß sie noch in der Lage waren, eine Konzentration von $7{,}8 \cdot 10^{-3}$ Vol.% wahrzunehmen; bei Menschen in einer ähnlichen Versuchssituation lag die Riechschwelle zwischen $1{,}5 \cdot 10^{-2}$ und $3{,}1 \cdot 10^{-2}$ Vol.% (SCHMIDT und GREENHALL 1971). Die Vampirfledermäuse konnten auch verschiedene Stoffe (Milchsäure, Essigsäure, Brenztraubensäure, Propionsäure, Buttersäure, Ameisensäure) geruchlich voneinander unterscheiden (SCHMIDT 1973).

Aus den beschriebenen Untersuchungen läßt sich entnehmen, daß der Geruchssinn im Leben der Vampirfledermäuse eine vielfältige Bedeutung besitzt. Um jedoch einen Eindruck von der Leistungsfähigkeit des olfaktorischen Systems zu gewinnen, ist es nötig, exakte Schwellenbestimmungen durchzuführen.

II. Methode

1. Prinzip der Versuchsanlage

Da bei diesen Untersuchungen der vergleichende Aspekt im Vordergrund steht, mußte eine Versuchsanlage entwickelt werden, mit der es möglich ist, Geruchsschwellen bei den verschiedensten Arten von Fledermäusen zu bestimmen. Wegen ihrer guten Lernfähigkeit und der agilen Fortbewegung auf dem Boden, ist es relativ einfach, Vampirfledermäuse auf einen Geruchsstoff zu dressieren (Schmidt und Greenhall 1971), bei anderen Fledermausarten ist die klassische Dressurmethode (Laufdressur) nur schwer oder überhaupt nicht anwendbar. (Über die Schwierigkeiten von Geruchsdressuren s. Bretting 1972.)

Um festzustellen, ob ein Tier Geruchsstoffe wahrnimmt, kann die Änderung der Atmung als Indikator herangezogen werden. Mit dieser Methode hat z. B. Fink (1965) nachgewiesen, daß Gänse ein Riechvermögen besitzen. Allerdings gewöhnen sich die Tiere sehr schnell an die Gerüche und schon nach wenigen Versuchen ist keine Atemänderung mehr festzustellen. Diesem Umstand ist es wohl zuzuschreiben, daß zur Schwellenbestimmung die Atemreaktion nie herangezogen wurde. Um die Gewöhnung an den Stimulus zu verhindern, wurde bei den hier beschriebenen Versuchen der Geruchsreiz mit einem elektrischen Schock gekoppelt. Dadurch erhält das olfaktorische Signal für das Tier eine negative Bedeutung und wird regelmäßig mit einer Atembeschleunigung beantwortet.

2. Olfaktometer

Optische und akustische Reize sind durch Linsen, Filter und elektronische Einrichtungen exakt darstellbar und ebenso genau registrierbar; olfaktorische Reize dagegen lassen sich nur mit einer relativ großen Fehlerbreite herstellen, und es gibt bisher kein Meßgerät, das die geringen Molekülmengen anzeigt, die unter Schwellenbedingungen auftreten. Dazu kommt, daß die menschliche Nase, z. T. bedingt durch die starke Adaptationsfähigkeit des Geruchsorganes, nur ein sehr grobes Instrument zur Beurteilung von Gerüchen ist. Diesen Schwierigkeiten muß bei der Entwicklung des wichtigsten Teils der Versuchsapparatur, dem Olfaktometer, Rechnung getragen werden.

Drei Variablen können im Olfaktometer verändert werden:

1. Die Qualität des Reizes ist durch die Geruchssubstanz gegeben. Da im Chemikalienhandel hochgereinigte Substanzen erhältlich sind, bietet diese Variable wenig Schwierigkeiten. Es muß jedoch berücksichtigt werden, daß Spuren anderer flüchtiger Stoffe, z. T. bedingt durch den Zerfall der Substanzen (z. B. Aldehyde → Säuren) in der Grundsubstanz vorhanden sind, und daß immer aus der Umgebung fremde Duftreize auftreten, die sich besonders im Schwellenbereich störend bemerkbar machen können.
2. Die Quantität des Reizes wird durch die Anzahl der Moleküle der Geruchssubstanz / cm^3 Luft ausgedrückt. Es kann dabei nur Bezug auf die Molekülmenge in der zugeführten Atemluft genommen werden, während über die Anzahl der Moleküle, die auf die Riechschleimhaut treffen, keine Aussage möglich ist.
3. Als dritte Variable spielt die zeitliche Darbietung des Reizes eine Rolle. Es kann zu unterschiedlichen Ergebnissen führen, ob eine Geruchsquelle kontinuierlich Moleküle abgibt, oder ob der Reiz nur kurzzeitig auftritt, wobei die Steilheit des Reizes von Bedeutung ist.

Bei den für Untersuchungen an Menschen und für Dressurversuche bei Tieren entwickelten Olfaktometertypen (Neuhaus 1953; Goldenberg 1967; Randebrock 1970; Bretting 1972) wird die mit Geruchsstoff gesättigte Luft über der konzentrierten Geruchssubstanz mit reiner Luft verdünnt. Mit dieser Methode ist die Erzeugung eines kontinuierlichen Luftstromes mit einer bekannten Menge an Geruchsmolekülen möglich, wie es für Geruchsdressuren benötigt wird. In Vorversuchen mit *Desmodus* wurde mit einem Olfaktometer dieses Typs experimentiert. Um Atemänderungen hervorzurufen, muß der Geruchsreiz das Tier plötzlich erreichen. Dafür ist ein Umschalten von einem geruchsfreien Luftstrom zu dufthaltiger Luft nötig. Jedes Umschalten ruft im System eine Druckänderung hervor, die sich am Ausströmstutzen als Änderung des Ausströmgeräusches (im Ultraschallbereich) bemerkbar macht. Die Fledermäuse wurden auf dieses akustische Signal konditioniert und reagierten mit starken Atemänderungen bei jedem Umschalten. Durch Verstopfen und Verkleben der Gehörgänge ließ sich diese unerwünschte Reaktion vermeiden, doch fand sich keine zuverlässige Methode, die Ohren reversibel zu verschließen. Eine permanente Ausschaltung des Gehörs wurde verworfen, da nicht abzusehen war, inwieweit die Elimination des dominierenden Sinnes dieser Tiere Langzeitversuche beeinflußt.

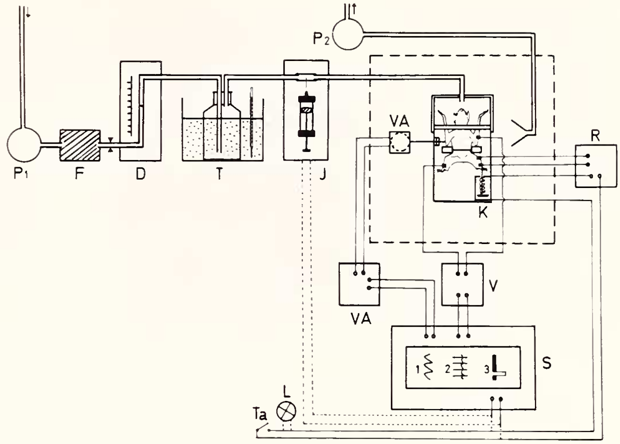


Abb. 1. Schema der Versuchsanlage: D = Durchflußmesser, F = Kohlefilter, J = Injektionseinrichtung, K = Kontakt, L = Kontrollampe, P_1 = Pumpe (Zuluft), P_2 = Pumpe (Abluft), R = Reizgerät, S = Mehrkanalschreiber (1: Atembewegung, 2: EKG, 3: Signalstrahl), T = Waschflasche in temperaturkonstantem Wasserbad. Ta = Taste, V = Verstärker, VA = Verlagerungsaufnehmer

Zur Erzeugung von kurzen Geruchsreizen für elektrophysiologische Untersuchungen wird häufig das „Spritzenolfaktometer" verwendet (Kafka 1970; Pfaffmann 1971; Behrend 1971; Mathews 1972). Dabei wird mit einer Injektionsspritze der gasförmige Geruchsstoff entweder direkt oder durch Injektion in einen Luftstrom dem Tier zugeführt. Um unterschiedliche Intensitäten zu erreichen, muß die flüssige Duftsubstanz verdünnt werden. Die Anzahl der Geruchsmoleküle läßt sich im Gaschromatographen bestimmen (s. Kafka 1970).

Für die Experimente mit Fledermäusen erwies sich das Spritzenolfaktometer als die einzig mögliche Methode, um Änderungen des Ausströmgeräusches bei Applikation des Duftstoffes so gering zu halten, daß eine Maskierung mit einer Geräuschquelle (Radio) ausreichte, Reaktionen auf akustische Signale zu verhindern. Die Zuluft wurde mit einer Membranpumpe von außen angesaugt, über ein Kohlefilter geleitet und durch einen regulierbaren Durchflußmesser (Rotameter) geschickt. Die Durchflußmenge betrug 5 ml/s. In einer nachgeschalteten Waschflasche, die sich in einem temperaturkonstanten Wasserbad befand, wurde die Luft auf eine gleichmäßige Temperatur (22° C) und Luftfeuchtigkeit gebracht. Der Geruchsstoff wurde mit einer Injektionseinrichtung in den Luftstrom injiziert. Mit Hilfe eines Hebelsystems gelang manuell ein erschütterungsfreier Vorschub der Spritze (0,5 ml Tuberkulinspritze) und des Stempels. Wegen des ausgezeichneten Gehörs der Fledermäuse war die Verwendung eines Elektromotors für den Vorschub nicht möglich. Über einen Schleifkontakt konnte der Verlauf der Injektion registriert werden. Die Geruchssubstanz (20 ml) befand sich in 50-ml-Schnappdeckelgläsern (temperaturkonstant). Aus der Gasphase wurde unmittelbar vor der Injektion die entsprechende Menge Geruchsstoff abgezogen. Bei den kritischen Versuchen wurden während 1 Sekunde 0,025 ml injiziert, wodurch ein Verdünnungseffekt von 1 : 200 auftrat. Die zuführenden Luftleitungen bestanden aus Glasröhren, die Kupplungsstücke aus Teflonschlauch. Wie die Versuche mit injiziertem Rauch zeigten, waren durch die Kupplungen genügend Turbulenzen im Luftstrom, so daß bei der Injektion eine intensive Durchmischung der Luft mit dem Geruchsstoff erreicht wurde. Die Geruchswelle benötigte 6 s von der Injektion bis zum Erreichen des Tieres. Die Luft über dem Versuchstier wurde abgesaugt (Abb. 1).

3. Registrierteil

Die Fledermaus war in eine Haltevorrichtung eingespannt; ihr Vorderkörper ragte in ein Plastikrohr, an dessen geschlossenem Ende, 5 cm vor dem Kopf des Tieres, die Ausströmöffnung des Olfaktometers endete. Eine Kunststoffplatte gewährleistete, daß der Abstand zwischen Ausströmstutzen und der Nase bei allen Tieren gleich blieb. Der Kopf des Tieres war so fixiert, daß die ausströmende Luft auf die Nase traf. Die gesamte Anlage war aus Trovidur-Kunststoff gefertigt und befand sich in einem Farraday-Käfig (Abb. 2). Als Registriergerät diente ein Flüssigkeitsstrahl-Oszillograph (Siemens Oszillomink E), der mit drei Schreibkanälen ausgerüstet war. Auf Kanal 1 wurden die Atembewegungen mittels einer Wippe, deren einer Arm sich unter dem Bauch des Tieres befand, und einem tastlosen Verlagerungsaufnehmer (Kaman Multi — Vit displacement measuring system) aufgezeichnet. Das EKG konnte mit Kupferelektroden, die am rechten Vorderarm und linken Unterschenkel angeschraubt wurden, unblutig abgeleitet werden (Kanal 2). Mit einem AC-DC Vorver-

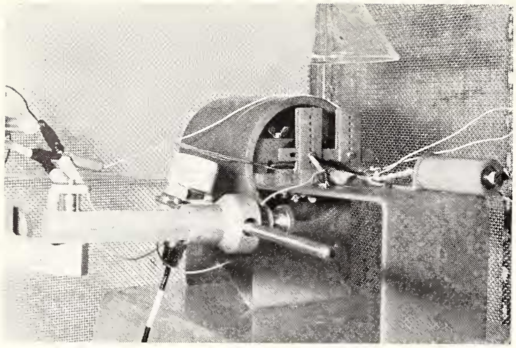


Abb. 2. Registrieranlage mit eingespanntem Versuchstier. Oben: Absaugtrichter; links: Verlagerungsaufnehmer; rechts: Kontakt. Unter dem Bauch der Fledermaus befindet sich ein Hebelarm, der über den Verlagerungsaufnehmer die Atembewegungen des Tieres registriert. Das rechte Bein ist am Kontakt befestigt. An diesem Bein sind auch die beiden Schockelektroden angeschraubt; am linken Bein eine EKG-Elektrode (die andere am rechten Flügel)

stärker (H. Sachs Elektronik) war es möglich, Störimpulse auszufiltern. Am rechten Unterschenkel waren zwei weitere Elektroden befestigt, die mit einem Reizgerät (H. Sachs Stimulator P) verbunden waren. Der Experimentator löste den Strafreiz durch eine Ferntaste aus; das Versuchstier konnte den Strafreiz beenden, bzw. verhindern, wenn es durch Anziehen des rechten Beines einen elektrischen Kontakt unterbrach. Eine Kontrollampe zeigte die Öffnung des Kontaktes an. Die zur Unterbrechung des Kontaktes benötigte Kraft war stufenlos einstellbar. Über ein Relais wurde die Injektion, der Strafreiz und die Kontaktunterbrechung auf dem Signalkanal 3 aufgezeichnet.

4. Wahl der Geruchssubstanzen

Vergleicht man die Literatur über Geruchsschwellenbestimmungen bei Tieren, so stellt man fest, daß die Autoren zwar die unterschiedlichsten Testsubstanzen verwendeten, z. T. im Hinblick auf ihre biologische Bedeutung (z. B. Blumendüfte bei Bienen, Schwarz 1955; Fettsäuren bei Hunden, Neuhaus 1953), daß jedoch von fast allen Experimentatoren aliphatische organische Verbindungen bevorzugt wurden (z. B. Insekten: Dethier und Yost 1951; Dethier 1954. Säugetiere: Neuhaus 1953, 1955, 1956; Ashton et al. 1957; Eayrs und Moulton 1960; Moulton und Eayrs 1960; Moulton et al. 1960; Gruch 1957; Bretting 1972. Mensch: Skramlik 1948; Goldenberg 1967). Um möglichst viele Daten aus der Literatur zum Vergleich heranziehen zu können, beschränkte ich mich bei der Auswahl der Geruchssubstanzen auf unverzweigte, aliphatische, organische Verbindungen. Sie unterscheiden sich erstens in der Kettenlänge und zweitens in der funktionellen Gruppe:

1. Carbonsäuren (Ameisensäure, Essigsäure, n-Propionsäure, n-Buttersäure, n-Valeriansäure)
2. Alkohole (Äthanol, Methanol, Propanol [1], Butanol [1])
3. Aldehyde (Formaldehyd, Acetaldehyd, Propanal, n-Butanal)
4. Ester (Essigsäureäthylester, Buttersäuremethylester)

Die Verdünnung der wasserlöslichen Substanzen erfolgte mit aqua dest., der fettlöslichen mit Paraffinöl (Uvasol®). Von allen Substanzen wurde der im Handel erhältliche höchste Reinheitsgrad (meist p. a.) verwendet. Bei *Desmodus* wurden alle 15 Geruchsstoffe getestet, bei den zum Vergleich untersuchten *Artibeus* und *Phyllostomus* jeweils Buttersäure, Propanal und Buttersäuremethylester. Diese 3 Stoffe wurden als Vergleichssubstanzen gewählt, da Buttersäure als Bestandteil des Schweißes und Methylbutyrat als sog. „Fruchtäther" möglicherweise zu biologisch bedeutsamen Geruchsgruppen gehören, während Propionaldehyd biologisch indifferent sein sollte. Außerdem hatten alle drei Verbindungen bei den zuerst untersuchten Vampirfledermäusen niedere Schwellenwerte. Da methodisch bedingt immer ein Verdünnungseffekt von 1 : 200 auftrat, mußten intensiv riechende Substanzen verwendet werden, um auch Fledermausarten erfassen zu können, die nur ein geringes Geruchsvermögen besitzen.

5. Dressur und Versuchsverlauf

Um eine Änderung der Atmung bzw. der Herzfrequenz feststellen zu können, ist es notwendig, daß sich das Versuchstier in völliger Ruhe befindet. Daher war eine gute Gewöhnung der Fledermäuse an die Apparatur die wichtigste Voraussetzung für die Versuche. Diese Eingewöhnung war recht schwierig, da sich anfangs alle Tiere gegen das Eingespanntsein wehrten und Verletzungen auftreten konnten. Hierbei fanden sich artmäßige und individuelle Unterschiede (s. Kap. III), und ein Teil der Tiere mußte in dieser Phase wegen Anpassungs-

schwierigkeiten aus dem Versuch genommen werden. Die Andressurphase, bei der die Reaktion auf einen Geruchsstoff eingeübt wurde, dauerte 3 bis 4 Wochen. Anfangs erfolgte der elektrische Schock unmittelbar nach dem Eintreffen des Geruchsreizes am Tier; im Laufe der Zeit wurde der Schock verzögert (bis 11 s nach der Injektion; entspricht ca. 5 s nach dem Einsetzen der Reaktion). Die Fledermäuse sprachen sehr unterschiedlich auf den Strafreiz an, so daß für jedes Tier die günstigste Spannung ermittelt werden mußte. Ein zu geringer elektrischer Schlag bewirkte keine Reaktion, während sich die Tiere bei zu hohen Spannungen lange Zeit unruhig bewegten. Als optimal erwies es sich, wenn die Spannung gerade ausreichte, das Tier zum Anziehen des Beines, und damit zur Kontaktunterbrechung zu bewegen. Rechteckreize von 5 ms Breite und 100 Hz dienten als Schock, die Spannungen lagen zwischen 10 und 25 V.

Zwischen die einzelnen Tests wurden 3 bis 6 Kontrollversuche mit geruchsfreier Luft geschaltet (die Reihenfolge war vorher festgelegt). Diese Luft wurde entweder direkt aus dem System oder aus Gläsern mit reinem Paraffinöl entnommen. Bei beiden Entnahmearten war keine Änderung der Reaktion festzustellen. Um eine Adaption an den Geruchsstoff möglichst auszuschalten, erfolgten die Tests im Abstand von 3 bis 6 Minuten. Täglich wurden pro Tier 8 bis 12 Versuche durchgeführt. Die Versuche fanden immer zur gleichen Tageszeit statt.

Zur Auswertung wurden die Anzahl der Atembewegungen und der Herzschläge zwischen der 5. und 9. Sekunde nach Ende der Injektion registriert. Zwischen diesen Werten und den Atemzügen und Herzschlägen des gleichen Zeitraumes der unmittelbar vorhergehenden Kontrolle erfolgte ein statistischer Vergleich nach dem t-Test. Als weitere Meßdaten dienten das Zeitintervall zwischen dem Ende der Injektion und dem Beginn der Atemreaktion und die Kontaktunterbrechung (durch Anzug des rechten Beines) vor dem Schock.

Die kritischen Versuche begannen mit einer Konzentration von 10 bis 100 Vol. %. An den folgenden Tagen wurde die Testsubstanz stufenweise verdünnt (im Verhältnis 10 : 1), wobei täglich jeweils eine Konzentrationsstufe Verwendung fand. Die Verwendung der gleichen Konzentration während eines Versuchstages verhindert die Adaptation bei hohen Molekülzahlen, und eine Beeinflussung der Riechfähigkeit im Schwellenbereich wird vermieden. Die Verdünnungsstufen wurden so lange erniedrigt, bis zwischen Testsubstanz und Kontrolle keine Reaktionsunterschiede mehr auftraten. Den Abschluß jeder Versuchsreihe bildete eine Zwischenstufe zwischen der niedrigsten positiven und der negativen Konzentration (3-fache der negativen Konzentration). Bei einigen Substanzen wurden die Schwellenbestimmungen mehrfach wiederholt. Es zeigte sich, daß die Schwellenwerte eines Versuchstieres nie mehr als um den Faktor 3 differierten.

6. Fehlerbetrachtung

Bei jeder Methode treten Fehler auf, die den Vergleich mit ähnlichen Arbeiten erschweren. Um die Ergebnisse bewerten zu können, ist es notwendig, die Fehlerquellen zu kennen. Die Ungenauigkeiten lassen sich in immer wiederkehrende, gleichbleibende und in variable Faktoren unterteilen.

Ein Fehler, der in diesen Untersuchungen als Konstante auftritt, liegt in der chromatographischen Bestimmung der Molekülzahlen. Nach Angaben von Kafka (mündl.) können diese Werte bis zum Faktor 3 schwanken. Die variablen Veränderungen besitzen für den Vergleich zwischen den Versuchstieren eine größere Bedeutung. Sie setzen sich aus verschiedenen Faktoren zusammen; die Hauptfehler sind dabei apparativ bedingt. Erstens ist die Durchlaufgeschwindigkeit des Luftstromes nur in bestimmten Grenzen konstant zu halten. Die größten Schwankungen bewegen sich zwischen 4,9 und 5,1 ml/s (± 2%). Zweitens lag eine geringe Fehlermöglichkeit beim Füllen der Injektionsspritze vor. Stärker wirkte sich die manuelle Injektion des Geruchsstoffes aus. Durch langes Einüben wurde zwar erreicht, daß das Injizieren recht gleichmäßig geschah, doch war es unmöglich, immer genau 1 Sekunde einzuhalten. Hierin sehe ich die bedeutendste Fehlerquelle dieser Methode (die Begründung für die manuelle Injektion s. Kap. II, 2). Es wird geschätzt, daß Schwankungen bis 20% vorkommen konnten. Demgegenüber sind Ungenauigkeiten, die bei der Herstellung der Geruchsstoffkonzentrationen durch Pipettierfehler auftreten, zu vernachlässigen. Als weitere Fehlerquelle ist die Anheftung von Geruchsmolekülen an die Innenwände des Leitungssystems in Betracht zu ziehen. Durch die Temperaturregelung des Wasserbades und des Versuchsraumes (22° ± 1° C) wurde der Einfluß von Temperaturschwankungen so klein wie möglich gehalten. Ein Abnehmen der Konzentration durch Verdampfung des Geruchsstoffes war dadurch eingeschränkt, daß jede Lösung frisch hergestellt wurde.

Obwohl es unwahrscheinlich ist, daß während einer Versuchsserie gleichzeitig alle Faktoren auftreten, welche die Anzahl der Duftmoleküle / cm^3 Luft nach oben oder unten verschieben, möchte ich annehmen, daß die Fehlerbreite 25 bis 30% betragen kann. Aus diesen Gründen war es nicht sinnvoll, geringere Konzentrationsabstufungen als 3 : 1 zu verwenden.

III. Geruchsschwellenbestimmung

Für die Experimente standen drei südamerikanische Fledermausarten zur Verfügung: *Desmodus rotundus*, *Artibeus lituratus* und *Phyllostomus discolor*. *Desmodus* wurde 1969 in Mexiko gefangen, *Artibeus* und *Phyllostomus* 1972 in Kolumbien. Die Fledermäuse werden in einem klimatisierten Raum (26° C, 70 % Luftfeuchtigkeit) gehalten. *Desmodus* pflanzt sich unter diesen Bedingungen regelmäßig fort (Schmidt und Manske 1973).

1. *Desmodus rotundus murinus* Wagner

Von den drei Species der Familie Desmodontidae (Vampirfledermäuse) ist *Desmodus rotundus* (Abb. 3) die bei weitem häufigste Art. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich vom nördlichen Argentinien bis nach Nord-Mexiko. Die Vampirfledermäuse leben in den tropischen Klimazonen und bevölkern in Kolonien von max. 1000 Individuen hohle Bäume, verlassene Gebäude, Stollen und Höhlen. Es sind die einzigen Säugetiere, die sich ausschließlich von Blut ernähren. Als Beutetiere dienen hauptsächlich Rinder, Pferde und Schweine; seltener werden Wildtiere, Vögel und Menschen angegriffen. Vor allem als Überträger der Paralytischen Tollwut besitzt *Desmodus* eine große medizinische und ökonomische Bedeutung in Südamerika. Zur Nahrungsaufnahme wird bei ruhenden Tieren eine kleine Wunde gebissen und das daraus fließende Blut aufgeleckt (Greenhall 1972). Unter Laborbedingungen lassen sich diese Fledermäuse mit defibriniertem Rinderblut füttern. Sie nehmen täglich ca. 20 ml Blut auf. Das entspricht fast dem eigenen Körpergewicht, das bei adulten Tieren zwischen 27 und 42 g beträgt (Körperlänge 75 bis 92 mm; Villa 1966). Wie frühere Untersuchungen gezeigt hatten, eignet sich *Desmodus* ausgezeichnet als Versuchstier. Er wird in kurzer Zeit handzahm und besitzt ein beträchtliches Lernvermögen. Während der Entwicklung der Methode wurden 5 Vampirfledermäuse 7 Monate lang in verschiedenen Apparaturen getestet. Für die Versuche wurden die 4 ruhigsten Tiere ausgewählt (♂ D1, ♂ D2, ♂ D3, ♀ D4). Sie waren durch die Vorversuche gut eingewöhnt und benötigten nur eine Konditionierung auf den Geruchsstoff von 4 Wochen.



Abb. 3. Kopf von *Desmodus rotundus*

Die Aufzeichnung der Atmung bereitete wegen des ruhigen Temperamentes der Fledermäuse keine Schwierigkeiten. Abb. 4 zeigt einen Versuch bei D1 mit Methylbutyrat ($6 \cdot 10^{13}$ Moleküle/cm^3 Luft). Es ist deutlich eine starke Zunahme der Atemfrequenz ca. 6 s nach der Injektion des Geruchsstoffes festzustellen (A), während bei der Kontrollinjektion keine Änderung zu verzeichnen ist. Die 4 Versuchstiere besaßen eine unterschiedliche Ruhefrequenz der Atmung. Die Mittelwerte aus 100 Kontrollversuchen an 10 aufeinanderfolgenden Tagen betrugen: D1 2,8; D2 3,4; D3 4,2; D4 3,0 Atembewegungen/s. Die Ruhefrequenz schwankte während eines Versuchstages in gewissen Grenzen, und es traten Unterschiede der mittleren Atemfrequenz an verschiedenen Tagen auf.

Die Inspiration war bei allen Tieren hochsignifikant kürzer als die Exspiration. In Tab. 1 ist die Dauer der Ein- und der Ausatmung an drei verschiedenen Tagen aufgetragen (aus 150 Atemzügen wurde jeder 10. ausgewertet). Die Tabelle zeigt auch

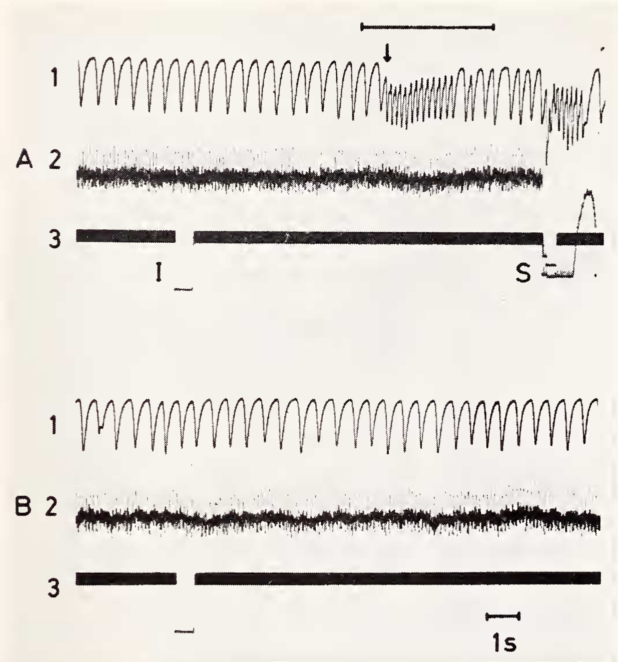


Abb. 4. Oszillogramm von *Dosmodus (D 1).* A: Versuch mit Geruchsstoff (Methylbutyrat $6 \cdot 10^{13}$ Moleküle/cm^3 Luft); B: Kontrolle. — Kanal 1: Atmung; Kanal 2: EKG; Kanal 3: Signalschreibung. I = Injektion des Geruchsstoffes; S = elektrischer Schock; waagerechter Balken: ausgewertetes Zeitintervall; Pfeil: Beginn der Atemreaktion

Tabelle 1

Dauer der Ein- und Ausatmung bei *Desmodus* an drei verschiedenen Tagen

		Einatmung ms ($\bar{x} \pm s$) n = 15	Ausatmung ms ($\bar{x} \pm s$) n = 15	t
	I	117 ± 16	212 ± 14	16,48
D1	II	124 ± 15	213 ± 22	12,76
	III	134 ± 16	274 ± 11	12,13
	I	121 ± 16	238 ± 46	9,28
D2	II	104 ± 22	215 ± 46	8,48
	III	121 ± 32	242 ± 84	5,19
	I	105 ± 28	151 ± 47	3,21*
D3	II	100 ± 15	144 ± 22	6,20
	III	138 ± 11	285 ± 81	6,83
	I	123 ± 18	197 ± 24	9,35
D4	II	105 ± 14	174 ± 21	10,73
	III	106 ± 16	174 ± 14	12,21

t = t-Wert, $p < 0{,}001$ (* $p < 0{,}01$).

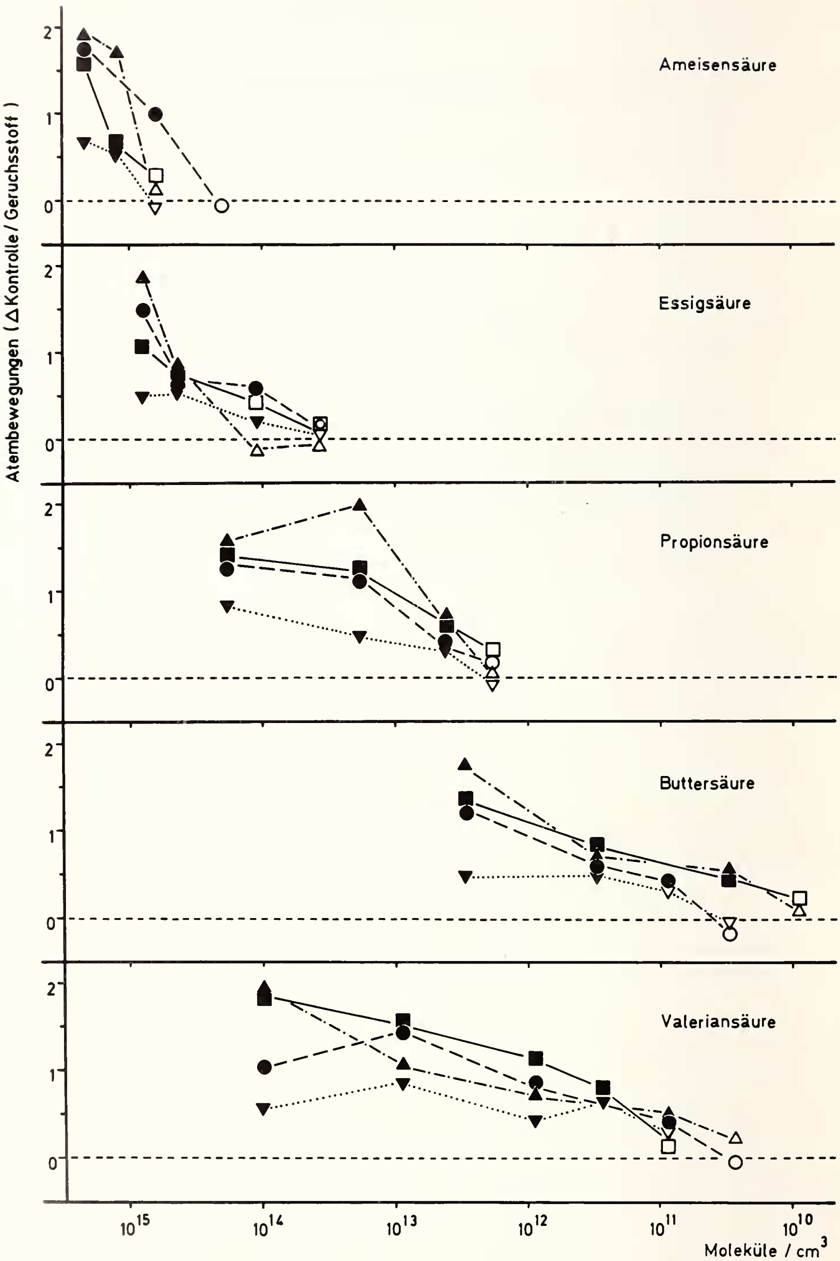


Abb. 5. Differenz der Anzahl der Atembewegungen zwischen Geruchsstoff- und Kontrollversuchen (pro Sekunde) für alle untersuchten Fettsäuren bei *Desmodus*. Offene Symbole: Kein statistisch sicherer Unterschied; geschlossene Symbole: Signifikanter Unterschied ■ —— ■ D1; ● — — — ● D2; ▲ — · — ▲ D3; ▼ ··· ▼ D4

die individuellen und die Tagesschwankungen. Das Atemvolumen wurde bei D1 in einem einfachen Spirometer bestimmt. Es bewegte sich zwischen 0,8 und 1,2 ml Luft/Atemzug. Die Ventilationsgröße läge dementsprechend bei ca. 150—200 ml Luft/Minute. Diese Daten geben allerdings nur einen Hinweis auf die Größenordnung der Ventilation, da sich die Fledermaus bei dem Experiment in einem beträchtlichen Streß befand. Bei hohen Geruchskonzentrationen nahm die Atemfrequenz beträchtlich zu; D3 erreichte bis zu 9 Atemzüge/s. Je niedriger die Konzentration war, um so geringer wurde auch die Atemreaktion und damit der Unterschied zwischen Kontrolle und Geruchsstoff (Abb. 5). Während die Tiere D1, D2 und D3 bis zu den niedrigsten Konzentrationen immer mit einer Reihe schnellerer Atemzüge antworteten, reagierte D4 im Schwellenbereich mit nur einer eingeschobenen Atembewegung. Dies erschwerte den statistischen Vergleich mit der Kontrollinjektion. Es war daher nötig, mit D4 eine größere Anzahl von Versuchen zu unternehmen, um die optisch sichtbare Reaktion statistisch zu sichern.

Durch die Länge und den Durchmesser des Zustromrohres, sowie durch die Geschwindigkeit des Luftstromes war es bedingt, daß erst 6 Sekunden nach der Injektion die Riechstoffwelle das Versuchstier erreichte. Bei hohen Geruchskonzentrationen reagierten die Fledermäuse nach diesem Zeitintervall. Der Beginn der Reaktion verschob sich jedoch, je niedriger die Molekülzahlen wurden (Abb. 6). Auch die Streuung der Werte nahm bei geringen Konzentrationen zu.

Das EKG konnte sauber aufgezeichnet werden, wenn sich die Tiere völlig ruhig verhielten. Jedoch schon bei den geringsten Bein- und Flügelbewegungen überlagerten Muskelpotentiale das EKG, so daß eine Auswertung nicht mehr möglich war. Die Ruhefrequenz des Herzens lag bei allen 4 Tieren zwischen 8 und 11 Schlägen/s; die Mittelwerte schwankten während der einzelnen Tage in diesen Grenzen. Bei hohen Geruchskonzentrationen trat eine signifikante Erhöhung der Herzfrequenz auf; im niederen Konzentrationsbereich ließen sich statistisch sichere Unterschiede jedoch nicht mehr errechnen.

Die Einübung eines Beinanzugreflexes auf olfaktorische Reize war bei *Desmodus* nicht möglich. Die Tiere schalteten zwar immer sofort den Strafreiz ab, doch nur sehr selten unterbrachen sie den Kontakt schon vor dem elektrischen Schock.

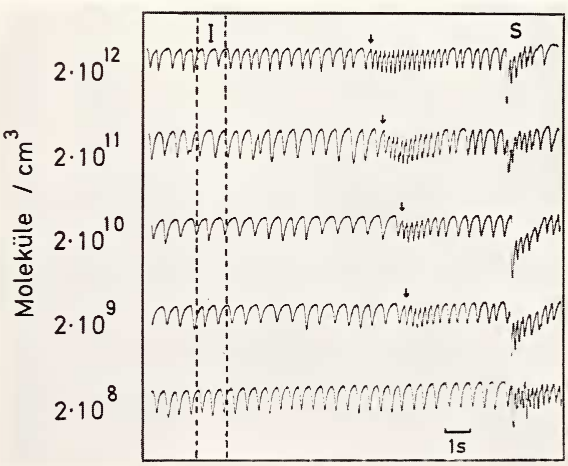


Abb. 6. Oszillogramme der Atmung bei verschiedenen Konzentrationen Propanal. I = Injektion des Geruchsstoffes, S = Schock; Pfeil: Beginn der Atemreaktion

Wie aus Abb. 7 zu ersehen ist, ließ sich eine Konditionierung der Atmung bei weitem zuverlässiger erreichen, als dies beim Herzschlag möglich war. Da zudem die Aufzeichnung der Atmung weniger störanfällig und einfacher auszuwerten war, wurde zur Bestimmung der Geruchsschwellen nur die Atemreaktion verwendet.

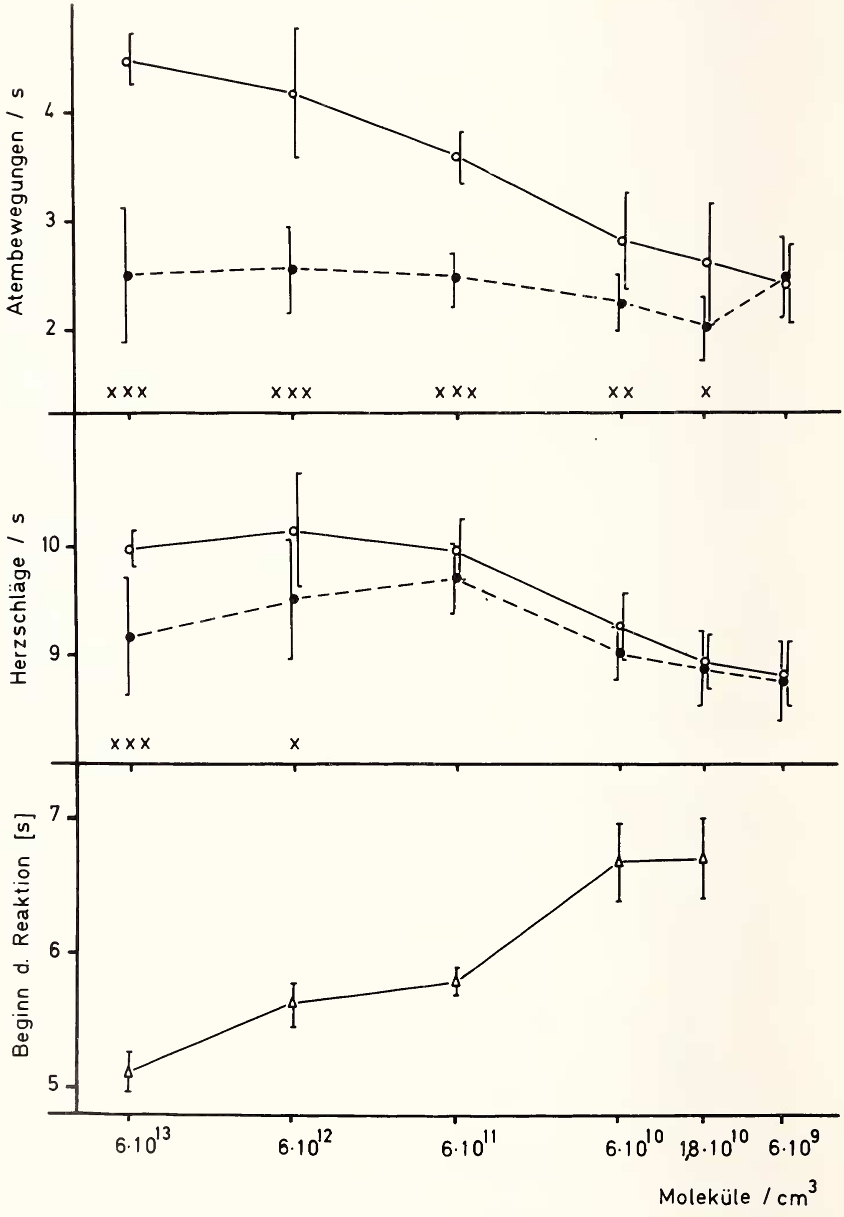


Abb. 7. Atembewegungen, Herzschläge und Beginn der Atemreaktion bei D 1 für Buttersäuremethylester. ○ —— ○ Geruchsstoff, ● – – – ● Kontrolle ($\bar{x} \pm s$). Statistischer Vergleich Geruchsstoff/Kontrolle: x = $p < 0{,}05$; xx = $p < 0{,}01$; xxx = $p < 0{,}001$. Jede Konzentration wurde an einem Tag untersucht (n 10—12)

Tabelle 2

Geruchsschwellen von *Desmodus* (Moleküle/cm³)

	D1	D2	D3	D4
Formaldehyd	$9{,}0 \cdot 10^{13}$	$9{,}0 \cdot 10^{13}$	$9{,}0 \cdot 10^{13}$	$2{,}5 \cdot 10^{14}$
Acetaldehyd	$6.0 \cdot 10^{10}$	$6{,}0 \cdot 10^{10}$	$6{,}0 \cdot 10^{10}$	$1{,}7 \cdot 10^{11}$
Propanal	$6{,}0 \cdot 10^{8}$	$6{,}0 \cdot 10^{8}$	$6{,}0 \cdot 10^{9}$	$6{,}0 \cdot 10^{9}$
Butanal	$4{,}5 \cdot 10^{9*}$	$1{,}5 \cdot 10^{10*}$	$1{,}5 \cdot 10^{10}$	$4{,}5 \cdot 10^{10}$
Ameisensäure	$1{,}2 \cdot 10^{15}$	$6{,}7 \cdot 10^{14}$	$1{,}2 \cdot 10^{15}$	$1{,}2 \cdot 10^{15}$
Essigsäure	$3{,}7 \cdot 10^{14}$	$1{,}1 \cdot 10^{14}$	$3{,}7 \cdot 10^{14}$	$1{,}1 \cdot 10^{14*}$
Propionsäure	$4{,}2 \cdot 10^{12}$	$4{,}2 \cdot 10^{12}$	$4{,}2 \cdot 10^{12}$	$4{,}2 \cdot 10^{12}$
Buttersäure	$3{,}0 \cdot 10^{10*}$	$9{,}0 \cdot 10^{10*}$	$3{,}0 \cdot 10^{10}$	$3{,}0 \cdot 10^{11}$
Valeriansäure	$2{,}7 \cdot 10^{11}$	$9{,}0 \cdot 10^{10*}$	$9{,}0 \cdot 10^{10*}$	$2{,}7 \cdot 10^{11}$
Methanol	$2{,}5 \cdot 10^{14}$	$2{,}5 \cdot 10^{14*}$	$2{,}5 \cdot 10^{14}$	$7{,}0 \cdot 10^{14}$
Äthanol	$1{,}5 \cdot 10^{14}$	$1{,}5 \cdot 10^{14}$	$4{,}4 \cdot 10^{13*}$	$1{,}5 \cdot 10^{14*}$
Propanol	$2{,}2 \cdot 10^{13}$	$7{,}5 \cdot 10^{12*}$	$2{,}2 \cdot 10^{13}$	$7{,}5 \cdot 10^{13*}$
Butanol	$9{,}0 \cdot 10^{11*}$	$9{,}0 \cdot 10^{11}$	$3{,}0 \cdot 10^{12}$	$3{,}0 \cdot 10^{12}$
Essigsreäthylester	$1{,}5 \cdot 10^{12}$	$4{,}4 \cdot 10^{12}$	$4{,}4 \cdot 10^{12*}$	$4{,}4 \cdot 10^{12}$
Buttersäure-methylester	$1{,}8 \cdot 10^{10*}$	$1{,}8 \cdot 10^{10}$	$1{,}8 \cdot 10^{10}$	$1{,}8 \cdot 10^{11}$

* $p < 0{,}05$, alle anderen Werte $p < 0{,}01$.

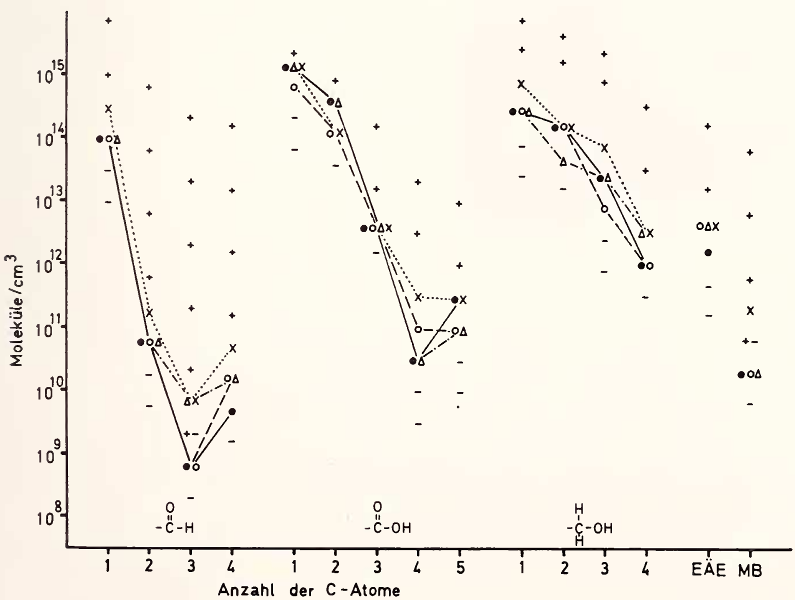


Abb. 8. Alle Schwellenwerte für *Desmodus.* — COH Aldehyde, — COOH Fettsäuren, — CH_2OH Alkohole, EÄE Essigsäureäthylester, MB Buttersäuremethylester. ● — ● D 1, ○ – – – ○ D 2, ∠ — · — ∠ D 3, × · · · × D 4. + Konzentration von allen Tieren positiv beantwortet; — Konzentration von allen Tieren negativ beantwortet

Die Schwellenwerte der 4 Vampirfledermäuse finden sich in Tab. 2. Die meisten Ergebnisse sind auf dem 1%-Niveau statistisch gesichert, bei einem Teil beträgt die Irrtumswahrscheinlichkeit 5 %. Die Schwellen der einzelnen Tiere differieren nie mehr als um den Faktor 10. D4 erreichte selten die niedrigsten Werte, was durch ihre geringe Atemreaktion im Schwellenbereich bedingt war.

Ein Vergleich der Geruchsschwellen für die einzelnen Substanzen zeigt, daß die kurzkettigen Moleküle (C1) innerhalb der Gruppen die höchste Schwelle besitzen (Abb. 8). Diese fallen bei den Aldehyden mit steigender C-Atomzahl bis C3, bei den Säuren und Alkoholen bis C4 ab. Butyraldehyd (C4) wird wieder weniger gut wahrgenommen als Propionaldehyd (C3); bei Valeriansäure verschlechtern sich zwei Tiere gegenüber Buttersäure (C4), die beiden anderen bleiben auf dem gleichen Niveau. Die absolut tiefste Schwelle findet sich bei Propanal mit $6 \cdot 10^8$ Moleküle/cm^3 Luft. Zwischen den Schwellenwerten für die Moleküle mit gleicher C-Atomzahl aber unterschiedlicher Endgruppe besteht keine einheitliche Beziehung. Die Werte für die Aldehyde sind immer am niedrigsten, jedoch bei den Molekülen mit 1 und 2 C-Atomen folgen zuerst die Alkohole und danach die Säuren, während die Reihenfolge bei C3 und C4 umgekehrt verläuft.

2. *Artibeus lituratus palmarum* J. A. Allen und Chapman

Artibeus lituratus (Abb. 9) gehört zur Familie der südamerikanischen Phyllostomidae (Blattnasen). Es ist eine kräftige Fledermaus von 85–110 mm Körperlänge (Villa 1966) und einem Gewicht von 45–80 g (Goodwin und Greenhall 1961). Sie findet sich im tropischen Lateinamerika bis Zentralmexiko und lebt in kleinen Gruppen unter großen Blättern, in hohlen Bäumen, Ruinen und im Eingangsbereich der Höhlen. Ihre Nahrung besteht hauptsächlich aus Früchten, doch fanden sich auch Chitinreste von Insekten im Magen frisch gefangener Tiere (Fleming et al. 1972). In Gefangenschaft läßt sich *Artibeus* mit einer Diät von Bananen und Haferflocken problemlos halten.



Abb. 9. Kopf von *Artibeus lituratus*

Trotz der guten Haltungserfolge erwies sich *Artibeus* als ein extrem schwieriges Versuchstier. Keine der 4 zur Verfügung stehenden Fledermäuse wurde während der ca. 4 Monate dauernden Experimente handzahm, alle wehrten sich beim Anfassen durch kräftiges Beißen. Auch waren sie sehr empfindlich gegen Streß: Zwei ♀♀ starben nach dem ersten Einspannen in die Versuchsapparatur, ♂ A3 nach der Bestimmung des Atemvolumens. Erst nach 6 Wochen hatten sich die Tiere soweit an die Apparatur gewöhnt, daß mit der Konditionierung begonnen werden konnte. Die Andressur mit Propanal ($2 \cdot 10^{14}$ Moleküle/cm^3) dauerte 4 Wochen. Es schlossen sich die Schwellenbestimmungen für Propanal, Buttersäure und Methylbutyrat an. A4 fiel nach den Untersuchungen mit Propanal aus.

Die Ruhefrequenz der Atmung war bei den Versuchstieren sehr unterschiedlich. Die Mittelwerte aus 100 Kontrollversuchen ergaben für ♂ A1 3,8; ♂ A2 3,1 und ♂ A3 6,1 Atemzüge/s. Es traten Schwankungen zwischen min. 2 Atemzüge/s bei A2 bis max. 7 Atemzüge/s bei A3 auf. Die Inspirationsphase war signifikant kürzer als die Exspiration. Beim Eintreffen des Geruchsreizes reagierte auch *Artibeus* mit einer Erhöhung der Atemfrequenz (Abb. 10). Sie erreichte bei A3 bis zu 8 Atemzüge/s. Die Differenz zwischen den Versuchen mit Riechstoff und den Kontrollen nahm mit fal-

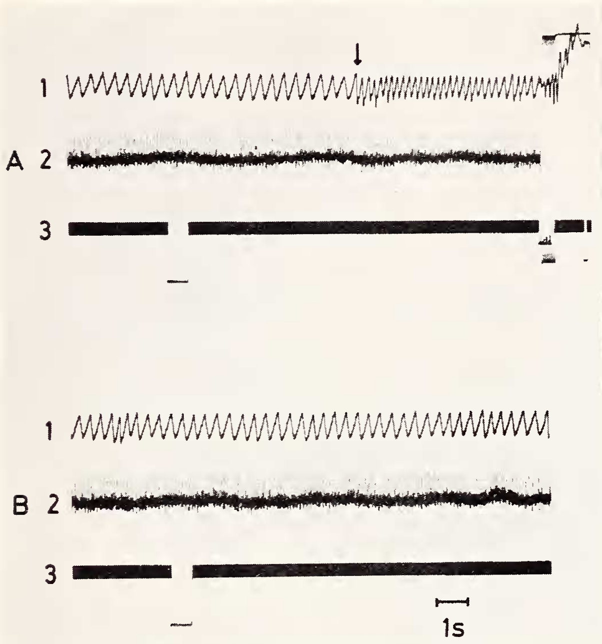


Abb. 10. Oszillogramm von *Artibeus* (A2). A: Versuch mit Geruchsstoff (Methylbutyrat $6 \cdot 10^{13}$ Moleküle/cm³ Luft); B: Kontrolle (Erklärung s. Abb. 4)

lender Konzentration des Stimulus ab (Abb. 11). Sehr deutlich verschob sich der Beginn der Atemreaktion. Je niedriger die Geruchskonzentration wurde, desto später trat die Atemänderung ein (Abb. 12). Als Atemvolumen wurde bei A3 2,3—2,9 ml/Atemzug gemessen. Bedingt durch die Aufregung atmete das Tier jedoch in atypischen, tiefen Zügen (weniger als 2 Atemzüge/s). Es wird angenommen, daß bei normaler Ruheatmung geringere Werte auftreten.

Die Herzfrequenz lag bei allen *Artibeus* im gleichen Bereich. Sie schwankte zwischen 8 und 12 Schlägen/s, wobei sich die Mittelwerte an einzelnen Tagen bis zu 1,5 Hz unterschieden (Abb. 13). Auf alle drei Substanzen reagierten die Fledermäuse mit einem Anstieg der Herzfrequenz. Im oberen Konzentrationsbereich konnte die Erhöhung fast 10 % betragen. In Einzelfällen war die Herzschlagreaktion bis zum gleichen Schwellenwert wie die Atemreaktion feststellbar.

Der elektrische Schlag wurde zwar regelmäßig durch Anziehen des rechten Beines ausgeschaltet, es gelang jedoch nicht, diese Reaktion schon vor dem Schock auszulösen.

Für die Bestimmung der Geruchsschwelle erwies sich die Atemänderung als das zuverlässigste Merkmal. Die Reaktion des Herzschlages konnte nur selten bis zu den gleichen niederen Konzentrationsstufen registriert werden, außerdem war hierbei die Differenz zwischen Geruchsstoff und Kontrolle äußerst gering. Häufig überlagerten Störungen das EKG, so daß eine Auswertung nicht möglich war.

Die Schwellenwerte (Tab. 3) differieren nur geringfügig (ca. Faktor 3). Nur A4 erreichte bei Propanal nicht das Niveau der anderen Tiere. Diese Fledermaus ließ sich allerdings nicht eingewöhnen und konnte bei den anderen Versuchen nicht verwendet werden. Die geringste Schwelle wurde bei Propanal mit $2 \cdot 10^9$ Moleküle/cm³ erreicht. Es folgten Methylbutyrat mit $1{,}8 \cdot 10^{10}$ und danach Buttersäure mit $9 \cdot 10^{11}$ Moleküle/cm³.

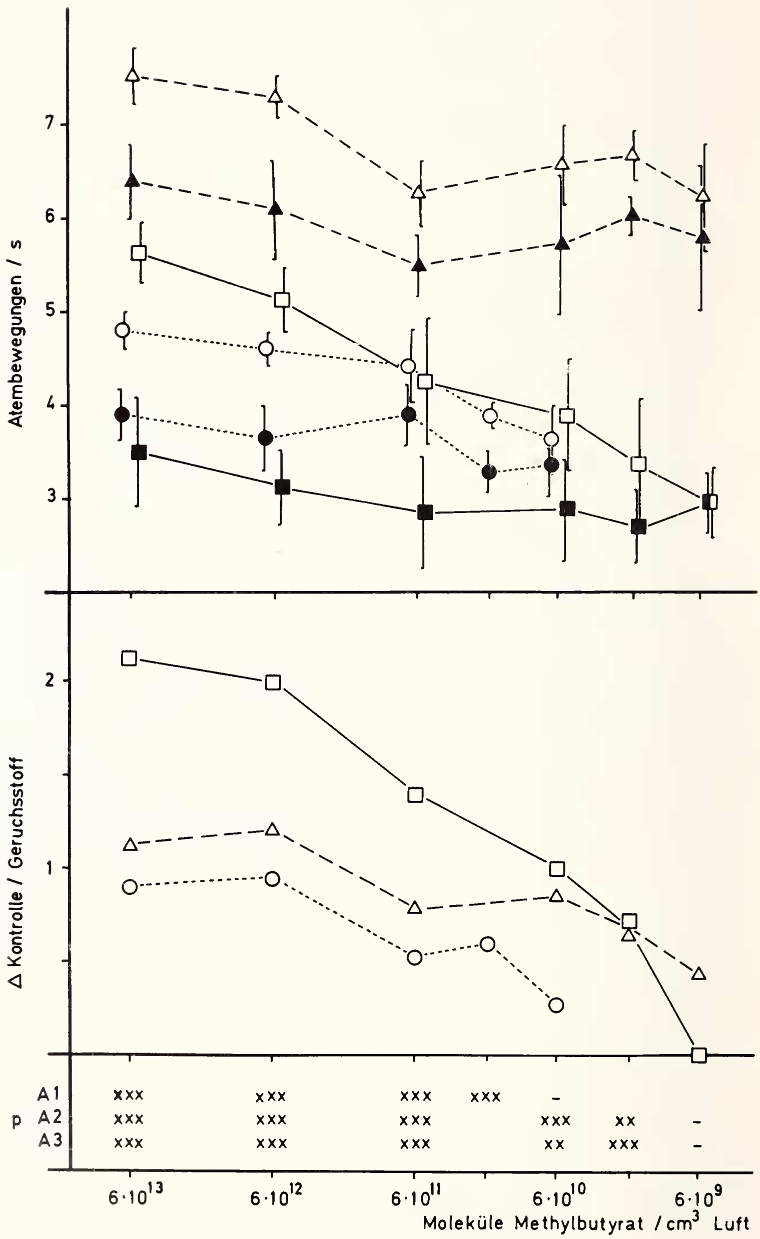


Abb. 11. Anzahl der Atembewegungen/s (offenes Symbol: Geruchsstoff, geschlossenes Symbol: Kontrolle; $\bar{x} \pm s$) und Differenz der Atembewegungen zwischen Geruchsstoff (Methylbutyrat) und Kontrolle. ○ A1, □ A2, △ A3; p: Signifikanz des Unterschiedes, ×× = $p < 0,01$, ××× = $p < 0,001$

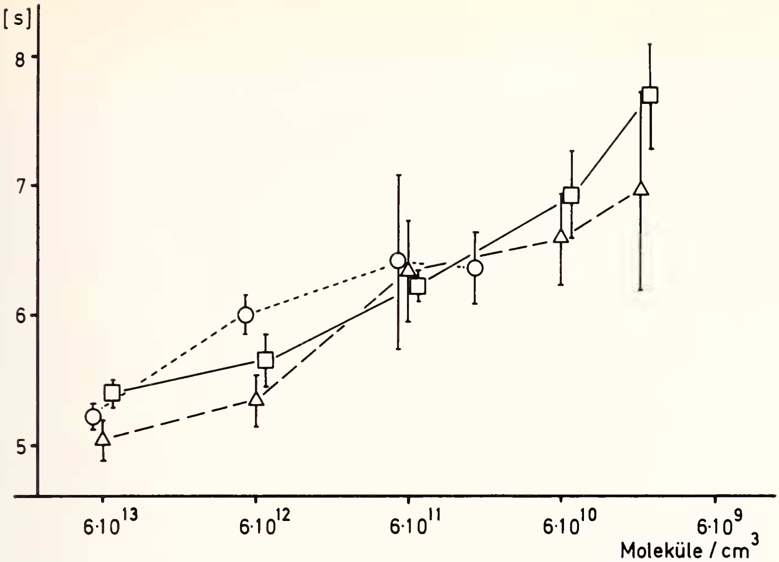


Abb. 12. Beginn der Atemreaktion (Sekunden nach Beendigung der Injektion; $\bar{x} \pm s$) bei Methylbutyrat. ○ A1, □ A2, △ A3

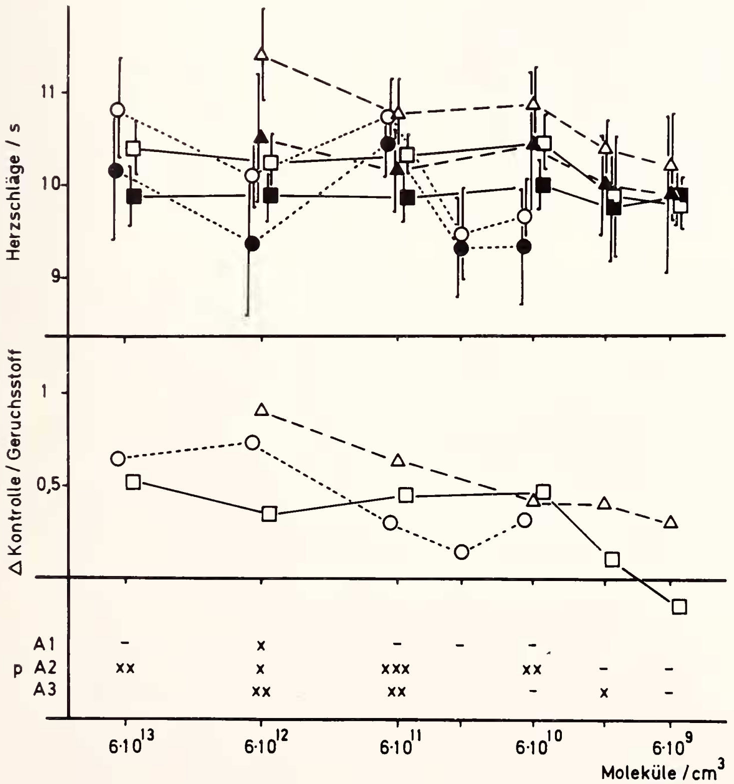


Abb. 13. Anzahl der Herzschläge/s (offene Symbole: Geruchsstoff, geschlossene Symbole: Kontrolle; $\bar{x} \pm s$) und Differenz der Herzschläge zwischen Geruchsstoff (Methylbutyrat) und Kontrolle. ○ A1, □ A2, △ A3; p: Signifikanz des Unterschiedes, × = $p < 0{,}05$, ×× = $p < 0{,}01$, ××× = $p < 0{,}001$

Tabelle 3

Geruchsschwellen von *Artibeus* (Moleküle/cm³)

	A1	A2	A3	A4
Propanal	$6{,}0 \cdot 10^{9}$	$2{,}0 \cdot 10^{9}$	$2{,}0 \cdot 10^{9}$	$2{,}0 \cdot 10^{10*}$
Buttersäure	$9{,}0 \cdot 10^{11}$	$3{,}0 \cdot 10^{12}$	$9{,}0 \cdot 10^{11*}$	—
Buttersäure-methylester	$6{,}0 \cdot 10^{10}$	$1{,}8 \cdot 10^{10*}$	$1{,}8 \cdot 10^{10}$	—

* $p < 0{,}05$, alle anderen Werte $p < 0{,}01$.

3. *Phyllostomus discolor discolor* Wagner

Ein typischer Vertreter der Phyllostomidae ist *Phyllostomus discolor* (Abb. 14). Diese Fledermaus besitzt eine Gesamtlänge von 84—100 mm (Villa 1966) und ein Gewicht von 23—40 g (Goodwin und Greenhall 1961) und findet sich in den tropischen Zonen von Süd-Brasilien bis Süd-Mexiko. Es gibt wenige Angaben über ihre Lebensweise. Nach Goodwin und Greenhall (1961) bewohnt sie in kleinen Kolonien hohle Bäume und ist ausschließlich frugivor; Fleming et al. (1972) stellen sie zu den omnivoren Chiropteren. Bei mir im Labor bekommt *P. discolor* Bananen, Haferflocken, Mehlwürmer und junge Mäuse zu fressen. Es ist anzunehmen, daß *P. discolor* sich auch im Freiland — wie *P. hastatus*, der größte Vertreter dieser Gattung — von Früchten, Insekten und kleinen Wirbeltieren ernährt.



Abb. 14. Kopf von *Phyllostomus discolor*

Phyllostomus war als Versuchstier gut geeignet. Von Beginn an sträubten sich die Fledermäuse nicht gegen das Einspannen in die Apparatur, so daß die Eingewöhnungsphase schon nach 2 Wochen beendet werden konnte. Es schlossen sich 4 Wochen Trainingszeit an, in der die Konditionierung mit Propanal durchgeführt wurde. Die Schwellenbestimmung erfolgte, wie bei *Artibeus*, in der Reihenfolge Propanal, Buttersäure und Methylbutyrat.

Die Atemfrequenz differierte bei den einzelnen Tieren nur wenig (Mittelwerte aus 100 Kontrollversuchen: ♂ P1 1,9; ♀ P2 2,1; ♀ P3 2,5; ♀ P4 1,7 Atemzüge/s). Es fanden sich allerdings an einzelnen Tagen beträchtliche Schwankungen. Auf den Geruchsstoff reagierten die Tiere mit einer relativ geringen Atemreaktion (Abb. 15). Da die Streuung während eines Versuchstages klein blieb, konnten die Differenzen zwi-

Tabelle 4

Geruchsschwellen von *Phyllostomus* (Moleküle/cm³)

	P1	P2	P3	P4
Propanal	$2{,}0 \cdot 10^{9}$	$2{,}0 \cdot 10^{9}$	$6{,}0 \cdot 10^{8}$	$(6{,}0 \cdot 10^{10})$
Buttersäure	$9{,}0 \cdot 10^{10}$	$9{,}0 \cdot 10^{9*}$	$9{,}0 \cdot 10^{9}$	$(3{,}0 \cdot 10^{11})$
Buttersäure-methylester	$1{,}8 \cdot 10^{9}$	$1{,}8 \cdot 10^{9}$	$1{,}8 \cdot 10^{9*}$	$(1{,}8 \cdot 10^{10})$

* $p < 0{,}05$, alle anderen Werte $p < 0{,}01$; ( ) keine statistische Berechnung, nur optische Auswertung.

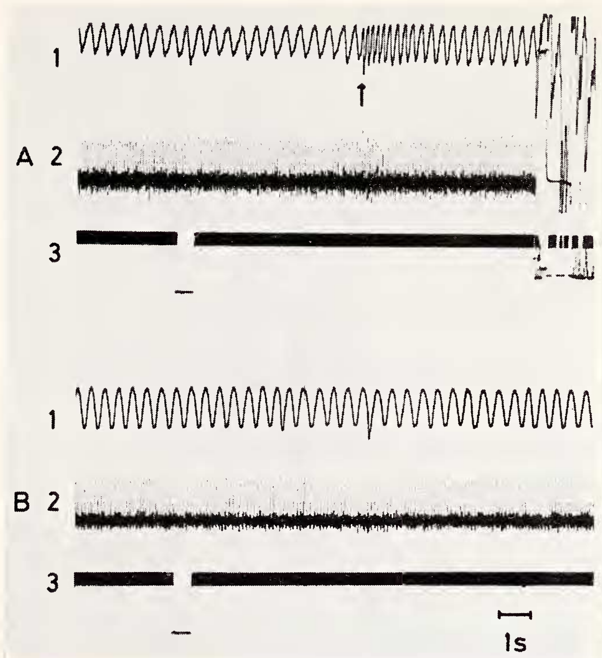


Abb. 15. Oszillogramm von *Phyllostomus* (P2). A: Versuch mit Geruchsstoff (Methylbutyrat $6 \cdot 10^{13}$ Moleküle/cm³ Luft). B: Kontrolle (Erklärung s. Abb. 4)

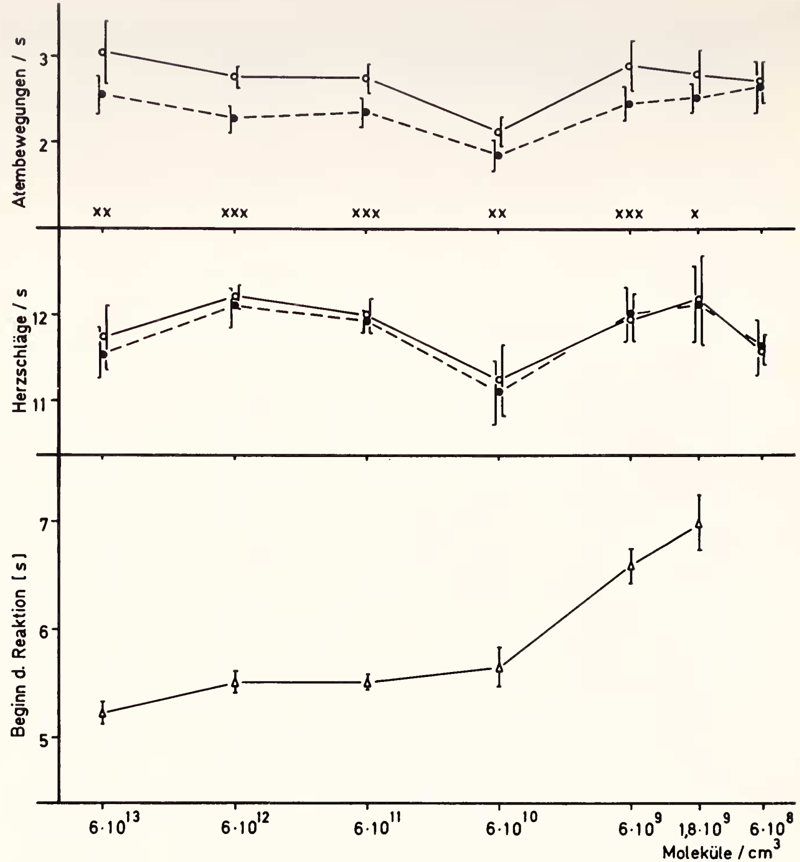


Abb. 16. Atembewegungen/s, Herzschläge/s und Beginn der Atemreaktion (s nach Ende der Injektion) von P3 für Methylbutyrat (Erklärung s. Abb. 7)

schen Duftstoff und Kontrolle trotzdem statistisch ausgewertet werden (Tab. 4). P4 besaß allerdings eine so minimale Reaktionsbereitschaft, daß kein statistischer Vergleich möglich war. Die Schwellenbestimmung mußte durch optische Auswertung der Oszillogramme erfolgen. Wie bei den anderen untersuchten Arten verzögerte sich der Beginn der Atemreaktion mit fallender Duftkonzentration (Abb. 16). Als Atemvolumen wurde bei P2 0,7—1,0 ml/Atemzug registriert.

Die Herzfrequenz schwankte zwischen 10 und 13 Hz. Auch bei hohen Geruchskonzentrationen war keine auswertbare Veränderung des Herzschlages festzustellen.

Im Gegensatz zu *Desmodus* und *Artibeus*, bei denen die Konditionierung der Flexion des rechten Beines nicht gelang, reagierte *Phyllostomus* bei hohen Geruchskonzentrationen mit einer Beugung der Hinterextremität. Tab. 5 zeigt die Ergebnisse für Methylbutyrat. Bei einem großen Teil der Versuche im oberen Konzentrationsbereich unterbrachen die Fledermäuse den Kontakt vor dem elektrischen Schock. Diese Reaktion fehlte dagegen im Schwellenbereich fast völlig. Wegen der Störung der Aufzeichnung war bei Versuchen, in denen eine Flexion des Beines auftrat, die Auswertung der Atembewegungen und des EKG's nicht durchführbar.

Die Schwellenwerte (Tab. 4) für P1, P2 und P3 differierten max. um den Faktor 10; P4 erreichte nie den Schwellenbereich der anderen Tiere. Die niedrigsten Duftstoffkonzentrationen, auf die noch eine Atemreaktion erfolgte, wurden bei Propanal mit $6 \cdot 10^8$ Moleküle/cm³ erreicht. Methylbutyrat ($1{,}8 \cdot 10^9$) lag nur unwesentlich darüber, gefolgt von Buttersäure mit $9 \cdot 10^9$ Moleküle/cm³ Luft.

Tabelle 5

Atemreaktion und Beinanzug bei *Phyllostomus* (Methylbutyrat)

Methylbut. Mol./cm³	Tier	Versuche mit Beinanzug	Versuche ohne Beinanzug	Atembewegungen/4s Kontr. ($\bar{x} \pm s$)	Atembewegungen/4s Geruchsst. ($\bar{x} \pm s$)	t	p
$6 \cdot 10^{13}$	P1	8	2	—	—	—	—
	P2	5	3	—	—	—	—
	P3	1	9	10,20 ± 0,91	12,20 ± 1,47	3,63	< 0,002
$6 \cdot 10^{12}$	P1	7	1	—	—	—	—
	P2	1	7	8,57 ± 1,13	11,14 ± 1,21	4,09	< 0,002
	P3	2	8	9,12 ± 0,64	11,00 ± 0,53	6,35	< 0,0001
$6 \cdot 10^{11}$	P1	10	0	—	—	—	—
	P2	4	6	8,16 ± 0,75	11,16 ± 0,75	6,89	< 0,0001
	P3	0	10	9,40 ± 0,69	11,00 ± 0,66	5,23	< 0,0001
$6 \cdot 10^{10}$	P1	5	5	7,20 ± 0,83	9,40 ± 0,89	4,01	< 0,01
	P2	4	6	7,66 ± 0,51	9,33 ± 0,51	5,58	< 0,001
	P3	0	11	7,36 ± 0,67	8,45 ± 0,68	3,75	< 0,002
$6 \cdot 10^{9}$	P1	0	10	7,50 ± 0,53	8,75 ± 0,46	5,00	< 0,001
	P2	3	7	8,00 ± 0,81	9,85 ± 1,34	3,12	< 0,01
	P3	0	12	9,75 ± 0,75	11,58 ± 1,24	4,37	< 0,001
$1{,}8 \cdot 10^{9}$	P1	3	7	7,00 ± 0,81	8,14 ± 0,37	3,36	< 0,01
	P2	0	8	7,25 ± 0,46	8,37 ± 0,51	4,58	< 0,001
	P3	0	11	10,10 ± 0,75	11,20 ± 1,13	2,56	< 0,02
$6 \cdot 10^{8}$	P1	0	8	7,37 ± 1,06	7,62 ± 0,74	0,54	> 0,05
	P2	0	8	9,50 ± 0,92	9,87 ± 0,99	0,78	> 0,05
	P3	0	10	10,60 ± 1,17	10,90 ± 1,10	0,58	> 0,05

t = t-Wert (Differenz der Atembewegungen zwischen Kontrolle und Versuchen mit Geruchsstoff), p = Signifikanz.

4. Vergleich der Geruchsschwellen zwischen den Fledermausarten

Bei einer Gegenüberstellung der Schwellenwerte von *Desmodus, Artibeus* und *Phyllostomus* lassen sich charakteristische Unterschiede feststellen. In Abb. 17 sind die Schwellen der drei besten Versuchstiere jeder Art aufgezeichnet. D4, A4 und P4 wurden aus den in Kap. III, 1—3 besprochenen Gründen eliminiert.

Die Schwellenbereiche der 3 Riechstoffe stehen bei den 3 Arten nicht im gleichen Verhältnis zueinander — d. h. keine der Fledermausspezies besitzt ein generell besseres oder schlechteres Riechvermögen —, sondern für jeden Stoff ergeben sich unterschiedliche Gruppierungen.

Bei Propionaldehyd überschneiden sich die Werte (*Desmodus:* $6 \cdot 10^8 - 2 \cdot 10^9$, *Artibeus:* $2 \cdot 10^9 - 6 \cdot 10^9$, *Phyllostomus:* $6 \cdot 10^8 - 2 \cdot 10^9$). Dies läßt darauf schließen, daß Propanal von allen etwa gleich gut wahrgenommen werden kann. Bei Methylbutyrat liegt *Phyllostomus* ($1{,}8 \cdot 10^9$) um den Faktor 10 unter *Desmodus* ($1{,}8 \cdot 10^{10}$) und *Artibeus* ($1{,}8 \cdot 10^{10} - 6 \cdot 10^{10}$) Die größten Differenzen finden sich bei Buttersäure. Während *Phyllostomus* ($9 \cdot 10^9$—$9 \cdot 10^{10}$) und *Desmodus* ($3 \cdot 10^{10} - 9 \cdot 10^{10}$) im gleichen Schwellenbereich liegen, bildet *Artibeus* ($9 \cdot 10^{11} - 3 \cdot 10^{12}$) eine deutlich abgesetzte Gruppe.

Ein Vergleich zwischen den besten Tieren jeder Art läßt diese Unterschiede noch klarer in Erscheinung treten. Die niedrigsten Schwellenwerte jeder Gruppe erreichen immer D1, A3 und P3. Bei Propanal besitzen D1 und P3 die gleichen Schwellen ($6 \cdot 10^8$), A3 differiert ca. um den Faktor 3 ($2 \cdot 10^9$). D1 und A3 erreichen bei Methylbutyrat identische Werte ($1{,}8 \cdot 10^{10}$), wohingegen P3 10mal besser riecht ($1{,}8 \cdot 10^9$). Buttersäure wird ebenfalls von P3 am besten wahrgenommen ($9 \cdot 10^9$). Sie unterscheidet sich von D1 um den Faktor 3 ($3 \cdot 10^{10}$) und von A3 um den Faktor 100 ($9 \cdot 10^{11}$). Es finden sich also Differenzen zwischen den Tieren P3 und A3 von Faktor 3 (Propa-

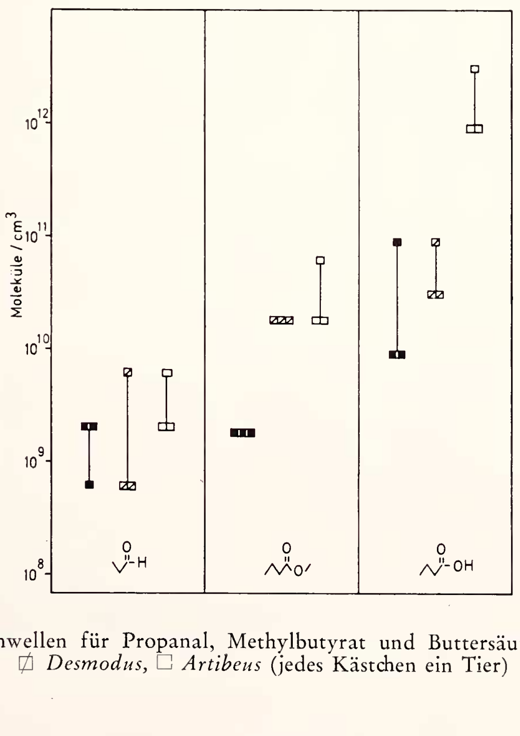


Abb. 17. Geruchsschwellen für Propanal, Methylbutyrat und Buttersäure. ■ *Phyllostomus,* ▨ *Desmodus,* □ *Artibeus* (jedes Kästchen ein Tier)

nal) bis Faktor 100 (Buttersäure), zwischen P3 und D1 von 0 (Propanal) bis 10 (Methylbutyrat) und zwischen D1 und A3 von 0 (Methylbutyrat) bis Faktor 30 (Buttersäure).

Durch die Auswertung des Zeitintervalles zwischen der Injektion des Duftstoffes und dem Beginn der Atemreaktion werden diese Unterschiede noch deutlicher. Alle 3 Arten reagierten bei hohen Riechstoffkonzentrationen ca. 5 s nach Beendigung der Injektion durch eine Atembeschleunigung. Die Reaktion verschob sich bei niedrigen Molekülzahlen bis auf ca. 7 s. Im Schwellenbereich wurde immer dieses Zeitintervall erreicht. Abb. 18 zeigt die Kurven des Zeitraumes bis zum Beginn der Atemreaktion (Mittelwerte jeder Fledermausart). Bei Propanal (C) liegen die 3 Kurven eng beieinander und erreichen gemeinsam die 7-Sekunden-Grenze. Es findet sich, wie bei den Schwellenwerten, kein auffallender Unterschied zwischen den Arten. Bei Buttersäure dagegen weichen die Kurven auseinander. Die 7-Sekunden-Grenze wird von *Artibeus* bei $9 \cdot 10^{11}$ Moleküle/cm³ erreicht. Damit bestätigt sich, daß die Geruchsschwelle von *Artibeus* in diesem Bereich liegen muß. Auch bei Buttersäuremethylester verlaufen die Kurven entsprechend den Schwellenwerten.

Eine statistische Absicherung erscheint bei jeweils 3 Versuchstieren nicht sinnvoll. Aus Mangel an Tiermaterial und wegen der langwierigen Angewöhnung, Dressur und Datenerstellung war für statistische Zwecke ausreichendes Datenmaterial nicht zu gewinnen. Daher kann nur eine subjektive Bewertung der Differenzen zwischen den Arten vorgenommen werden. Mehrfache Schwellenbestimmung an verschiedenen Tagen hatte gezeigt, daß die Riechschwellenwerte eines Tieres höchstens um den Faktor 3 differierten. Innerhalb jeder Art schwankten die Schwellenwerte der drei Versuchstiere max. um den Faktor 3 bis 10. Es scheint deshalb sehr wahrscheinlich, daß Differenzen um das 30- bis 100fache speziesspezifisch sind.

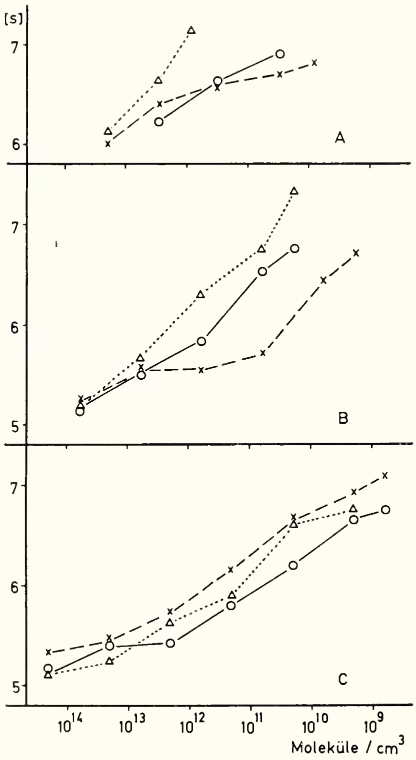


Abb. 18. Zeitintervall zwischen Ende der Injektion und Beginn der Atemreaktion (Mittelwerte von jeweils 3 Versuchstieren). A: Buttersäure, B: Methylbutyrat, C: Propanal; △ · · · △ *Artibeus,* ○ ——— ○ *Desmodus,* × — — — × *Phyllostomus*

Aus den Ergebnissen läßt sich schließen, daß Propanal von *Desmodus, Artibeus* und *Phyllostomus* gleich gut wahrgenommen wird. Für Buttersäure besitzen *Desmodus* und *Phyllostomus* die gleichen Schwellenbereiche, während *Artibeus* diesen Geruchsstoff weniger gut perzipieren kann. Die Unterschiede bei Methylbutyrat zwischen *Phyllostomus* und den beiden anderen Fledermausarten liegen im Bereich der normalen Schwankungsbreite. Es besteht die Möglichkeit, daß auch hier artverschiedene Geruchsschwellen vorhanden sind, doch lassen sie sich mit der verwendeten Methode nicht trennen.

IV. Diskussion

Der Geruchssinn wurde lange Zeit in seiner Bedeutung unterschätzt und fand wenig wissenschaftliches Interesse. Diese Einstellung änderte sich mit der Entdeckung der Sexuallockstoffe bei den Insekten und der enormen Leistungsfähigkeit ihrer Geruchs-

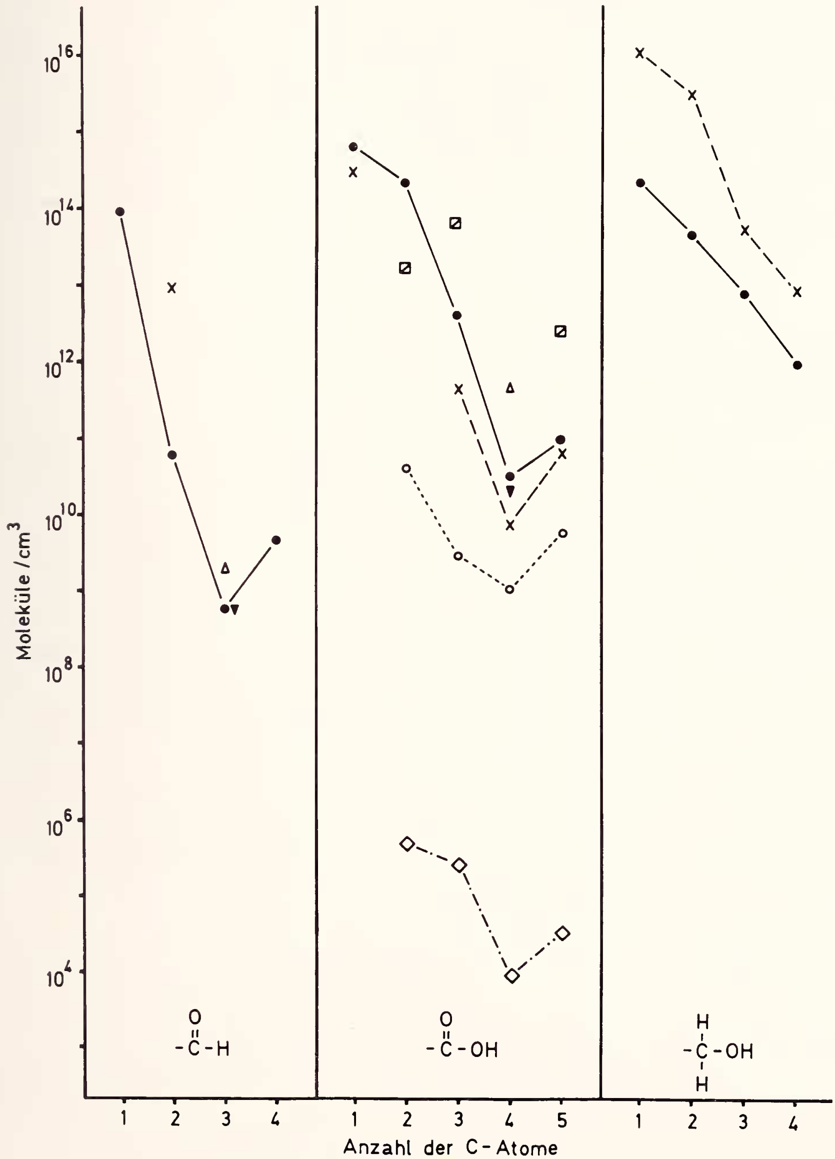


Abb. 19. Vergleich der Riechschwellen (Minimalwerte). —COH Aldehyde, —COOH Säuren, —CH_2OH Alkohole. ● —— ● *Desmodus*, ▼ *Phyllostomus*, △ *Artibeus*, × — — — × Mensch (Skramlik 1948), ○ · · · ○ Igel (Bretting 1972), ◇ — · — ◇ Hund (Neuhaus 1953), ◫ Ratte (Gruch 1957; als C-5-Säure verwendete Gruch iso-Valeriansäure)

rezeptoren (BUTENANDT 1955; BLUM und BRAND 1972). Heute stellen die Insekten das Hauptversuchsobjekt der Elektrophysiologen dar, und eine Vielzahl grundlegender Erkenntnisse sind an ihnen gewonnen worden (vgl. KAISSLING 1971). Mit einigen Insektenarten lassen sich in begrenztem Maße auch Verhaltensexperimente durchführen (z. B. SCHWARZ 1955; MÜLLER 1968; VARESCHI 1971; KRISTON 1971; BEHREND 1971). Unter den Wirbeltieren erwiesen sich Amphibien und Reptilien als günstige Objekte für elektrophysiologische Untersuchungen (vgl. OTTOSON 1971), während Säugetiere relativ selten dafür Verwendung fanden (z. B. ADRIAN 1951). Sie eignen sich jedoch sehr gut für verhaltensphysiologische Arbeiten. Bei allen Riechschwellenbestimmungen an Säugetieren wurden verhaltensphysiologische Methoden benutzt.

In Abb. 19 werden die niedrigsten Schwellenwerte von *Desmodus* den entsprechenden Daten aus der Literatur gegenübergestellt. Die meisten Vergleichsmöglichkeiten finden sich bei den niederen Fettsäuren. Gegenüber den von GRUCH (1957) untersuchten Ratten erreichte *Desmodus* bei Essigsäure eine um ca. das 10fache höhere und bei Propionsäure um ca. das 15fache tiefere Schwelle. Die von SKRAMLIK (1948) ermittelten Werte für den Menschen liegen zwischen Faktor 1,5 (Valeriansäure) und Faktor 10 (Propionsäure) unter den Geruchsschwellen der Vampirfledermäuse. Alle bei Igeln bestimmten Riechschwellen (BRETTING 1972) liegen unterhalb der entsprechenden Werte von *Desmodus*. Sie differieren jedoch sehr unterschiedlich: Essigsäure 300fach, Propionsäure 1400fach, Buttersäure 30fach und Valeriansäure 15fach. Der Hund übertrifft bei den Fettsäuren alle anderen bisher untersuchten Säuger um ein Vielfaches (NEUHAUS 1953). Bei Essigsäure findet sich ein Unterschiedsfaktor gegenüber *Desmodus* von $2 \cdot 10^8$, bei Propionsäure werden noch etwa zwanzigmillionenfach geringere Konzentrationen wahrgenommen, bei Buttersäure beträgt der Faktor $3 \cdot 10^6$ und bei Valeriansäure $2{,}5 \cdot 10^6$. Für die Alkohole ermittelte SKRAMLIK (1948) bei Menschen um das 6- (Propanol) bis 70fach (Äthanol) höhere Geruchsschwellen, als sie bei den Vampirfledermäusen gefunden wurden. Bei Acetaldehyd liegt der Schwellenwert des Menschen sogar um das 150fache über dem von *Desmodus*.

Welche Aussagekraft besitzt der Vergleich der Absolutwerte? Von verschiedenen Autoren sind die Geruchsschwellen für Propionsäure und Buttersäure an Menschen bestimmt worden (Abb. 20). Obwohl der Mensch das bei weitem einfachste Versuchsobjekt darstellt, gelangten die Experimentatoren, je nach verwendeter Methode, zu erstaunlich differierenden Ergebnissen. Die gefundenen Schwellenwerte schwankten bei Propionsäure um etwa das 1000fache, bei Buttersäure sogar um das 10 000fache. Das Verhältnis der Schwellen von Propionsäure und Buttersäure blieb jedoch weitgehend gleich. Die Vampirfledermäuse liegen bei diesem Vergleich im Bereich der menschlichen Geruchsschwellenwerte.

In Tierexperimenten ist es sehr viel schwieriger, genau kontrollierbare Bedingungen zu schaffen und die Reaktionen eines Versuchstieres zu bewerten. Die von mir verwendete Methode unterscheidet sich in mehrfacher Hinsicht von der anderer Autoren. Alle Geruchsschwellenbestimmungen in der Literatur wurden mit belohnten Dressuren durchgeführt, bei denen das Versuchstier zwischen einer Geruchsquelle und

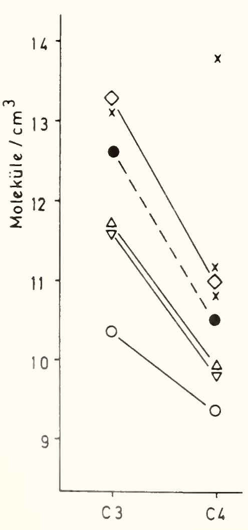


Abb. 20. Vergleich der Geruchsschwellen von *Desmodus* (● — — ●) und Mensch für Propionsäure (C3) und Buttersäure (C4). ▽ PASSY (1896), ◇ MITSUMOTO (1926), △ SKRAMLIK (1948), ○ GOLDENBERG 1967, × andere Autoren (ALLISON und KATZ 1919; JONES 1955; NADER 1958; MORIMURA 1934).

einer oder mehreren duftfreien Wahlorten unterscheiden mußte. Die mit Duftstoff beladene und die geruchsfreie Luft konnte verglichen und längere Zeit geprüft werden. Zusätzlich suchte und erwartete das Tier einen bestimmten Geruch. Im Spritzenolfaktometer dagegen erreichte die Fledermaus nur ein kurzer Geruchsreiz, wobei ihr der Zeitpunkt unbekannt blieb. Durch die Kopplung mit dem elektrischen Schock erhielt der Geruch eine negative Bedeutung. Für die Fledermäuse, die eine Atemfrequenz zwischen 2 und 6 Atemzüge pro Sekunde und ein Atemvolumen von ca. 1 ml besitzen, war gewährleistet, daß bei mindestens einem Atemzug die Luft mit Duftmolekülen angereichert war. Vergleichende Schwellenbestimmungen an Menschen ließen sich mit dieser Methode nicht durchführen, da bei einem Atemvolumen von ca. 500 ml ein unkontrollierbarer Verdünnungseffekt auftrat. Aus dem Bau der Nase von *Desmodus* (Schmidt und Greenhall 1971) läßt sich ersehen, daß nur ein kleiner Teil der Riechschleimhaut direkt von der Atemluft bestrichen werden kann. Auch durch Wirbelbildung sind große Areale des Riechepithels nicht erreichbar. Der größte Einfluß muß, wie Neuhaus (1955 a) ausführlich diskutiert, der Diffusion der Geruchsmoleküle zukommen. Auch die Verzögerung der Atemreaktion bei abnehmender Duftstoffkonzentration ließe sich mit der Diffusion der Moleküle im Nasenraum erklären: Bei hohen Konzentrationen genügt die Erregung der im Atemstrom liegenden Rezeptoren, um im ZNS als Geruchssensation wahrgenommen zu werden. Die Reaktion setzt sofort nach dem Erreichen der Geruchswelle am Tier ein. Möglicherweise spielt dabei auch eine Perzeption durch den Nervus trigeminus im Nasenseptum eine Rolle (Tucker 1971). Je weniger Duftmoleküle in der Atemluft vorhanden sind, desto größere Bezirke der Schleimhaut müssen von Duftmolekülen getroffen werden, um einen Geruchseindruck hervorzurufen. Wie Neuhaus (1955 a) feststellte, genügt zwar zur Erregung einer Sinneszelle ein einzelnes Geruchsmolekül, jedoch ist für den Schwellenreiz die Summation vieler Rezeptoren erforderlich. Die zeitliche Verschiebung um ca. 2 Sekunden kommt wahrscheinlich nicht nur durch eine langsame Diffusion der Moleküle zustande. Die größte Diffusionsstrecke beträgt in der Nase von *Desmodus* max. 4 mm. Es ist anzunehmen, daß dabei auch zentralnervöse Summationsprozesse mitwirken. Die Angabe von Geruchsschwellenwerten läßt keine Aussage über die Zahl der beim Riechvorgang beteiligten Moleküle zu, da nur ein geringer Teil der in der Atemluft vorhandenen Geruchsmoleküle die Riechschleimhaut erreicht.

Wegen der methodischen Schwierigkeiten ist eine endgültige Klärung, ob Mensch, Igel, Ratte oder Vampirfledermaus ein besseres Riechvermögen für Fettsäuren besitzen, z. Z. nicht möglich. Eindeutig größere Riechleistungen zeigt allerdings der Hund. Von allen Säugetieren sind seine olfaktorischen Fähigkeiten auch am eingehendsten untersucht worden (eine Zusammenfassung der Literatur über die Riechfähigkeit des Hundes findet sich bei Renwrantz 1973 und bei Zuschneid 1973). In Dressurversuchen waren Vampirfledermäuse im Auffinden von Buttersäure dem Menschen geringfügig, um den Faktor 4, überlegen (Schmidt 1973). Dies deutet darauf hin, daß die Geruchsschwelle für niedere Fettsäuren bei Mensch und *Desmodus* im gleichen Bereich liegt.

Obwohl die Absolutwerte nicht direkt vergleichbar sind, lassen sich zwischen den relativen Beziehungen der Geruchsschwellen Parallelen ziehen. Die Schwellenkurven verlaufen bei Aldehyden, Säuren und Alkoholen in charakteristischer Weise: Je kleiner die Anzahl der C-Atome in einem Molekül ist, desto mehr Moleküle sind notwendig, um eine Reaktion hervorzurufen. Mit zunehmender C-Atomzahl fällt die Geruchsschwelle, bei den Säuren bis C 4, den Aldehyden bis C 3, und steigt dann wieder leicht an. Ähnliche Beziehungen zwischen der Zahl der C-Atome und den Geruchsschwellen konnten bei fast allen Untersuchungen ermittelt werden. Bei den Säuren scheint der Abfall bis zur Buttersäure und ein Anstieg bei Valeriansäure typisch

zu sein. Zumindest der Mensch (Skramlik 1948), der Hund (Neuhaus 1953; Moulton et al. 1960) und der Igel (Bretting 1972) zeigen diese Charakteristika. Die Ergebnisse an Ratten (Gruch 1957) weichen davon ab. Allerdings liegen bei ihnen nur die Schwellen für Essigsäure und Propionsäure vor und sind daher nicht direkt vergleichbar. Die abfallende Kurve in der Alkoholreihe findet sich auch beim Menschen (Skramlik 1948), der Ratte (Moulton und Eayrs 1960) und sogar bei Fliegen (Dethier und Yost 1952). Olfaktorische Schwellen für Aldehyde sind nur an Fliegen bestimmt worden (Dethier 1954). Auch hier fällt die Konzentration, bei welcher *Phormia* die Substanz ablehnt, mit steigender C-Atomzahl ab.

Ein Grundproblem der Geruchsforschung ist die Frage nach der Spezifität der Rezeptoren. Es erscheint unvorstellbar, daß für jede der Tausenden von verschiedenen Geruchsqualitäten besondere Sinneszellen ausgebildet sind. Alle der zahlreichen Geruchstheorien (z. B. Amoore 1964; Wright 1964; Davis 1971) gehen davon aus, daß eine begrenzte Anzahl von Rezeptortypen vorhanden ist. „Weiter wird angenommen, daß jede Riechzelle auf Reizung durch verschiedene Duftstoffe anspricht und jeder Duftstoff mehrere Riechzellenklassen in spezifischer Kombination erregt“ (Neuhaus 1956). Die Auswertung des Riecheindrucks erfolgt durch zentralnervöse Prozesse. Auf Grund histologischer Untersuchungen am Bulbus olfaktorius von Kaninchen nahmen Allison und Warwick (1949) 24 Riechzellenklassen an. Daraus ergäben sich 2^{24} Kombinationsmöglichkeiten, d. h. 16 Millionen verschiedene Geruchsstoffe könnten getrennte Erregungsmuster hervorrufen (Neuhaus 1956; Goldenberg 1967). Histologisch konnten im Riechepithel des Hundes 16 Rezeptortypen unterschieden werden (Neuhaus 1955 b). Einen Hinweis auf eine begrenzte Spezifität der Rezeptoren geben Beobachtungen der partiellen Anosmie bei Menschen. Beispiele dafür, daß das Riechvermögen für einige Substanzen fehlt oder eingeschränkt ist, gibt Goldenberg (1967). Auch elektrophysiologisch konnte nachgewiesen werden, daß sich das Reaktionsspektrum für verschiedene Duftstoffe überschneidet (Gesteland et al. 1963; Sass 1973). Bei Dressurversuchen mit einem Hund stellte Neuhaus (1956) fest, daß die Riechschwelle für ein Gemisch aus Buttersäure und Isovaleriansäure tiefer liegt, als die Summe der Einzelschwellen. Dagegen entspricht die Schwelle für das Gemisch Buttersäure - α - Ionon etwa der Summe der Einzelschwellen. Diese Befunde lassen sich nur dadurch erklären, daß „. . . durch ähnliche Duftstoffe teilweise äquivalente Riechrezeptoren, durch unähnliche inäquivalente Riechrezeptoren erregt werden“.

Es erhebt sich die Frage, ob bei verschiedenen Tieren die gleichen Rezeptortypen vorkommen, und wie die zahlenmäßige Relation der Sinneszelltypen zueinander ausgeprägt ist. Kleinsäuger, wie Insektivoren, Nager und Fledermäuse können ihre Riechschärfe nur bis zu einem gewissen Grad dadurch erhöhen, daß die Zahl der Geruchsrezeptoren vermehrt wird. Die Körpergröße setzt der Ausdehnung der Riechschleimhaut, selbst bei komplizierter Faltung der Conchae, eine Grenze. Der Platz für die Akzeptoren (Kafka 1971) läßt sich auch durch die Verkleinerung der Sinneszellen oder die Vermehrung der Cilienstrukturen an den Riechkölbchen (z. B. Seifert und Ule 1967) nicht unendlich vervielfachen. Um biologisch sinnvolle Gerüche in geringsten Konzentrationen wahrzunehmen, bestände jedoch die Möglichkeit, daß sehr spezifische Rezeptoren, z. B. für Pheromone, gehäuft auftreten (Schneider et al. 1964). Zum anderen könnten Rezeptortypen für wichtige Duftstoffklassen vermehrt angelegt sein, während solche für bedeutungslose Gerüche in geringerer Zahl vorhanden sind. In diesem Falle müßten die Schwellen für verschiedene Geruchsstoffe bei den Tierarten unterschiedliche Relationen besitzen. Bei Ableitungen im Bulbus olfactorius von Kaninchen und Katzen fand Adrian (1948), daß pflanzliche Gerüche bei Kaninchen eine starke, verwesendes Fleisch aber nur eine geringe elektrische Aktivität

hervorriefen. Die Beziehungen bei den Katzen dagegen waren gerade umgekehrt. Vergleicht man die Geruchsschwellenkurven des Menschen (SKRAMLIK 1948) mit denen von *Desmodus,* so fällt auf, daß die Fettsäurewerte des Menschen unter denen der Vampirfledermäuse liegen, für die Alkohole und für Acetaldehyd jedoch besitzt *Desmodus* eine größere Riechschärfe. Obwohl Mensch und *Desmodus* mit verschiedenen Methoden untersucht wurden, ist anzunehmen, daß die Relationen der Schwellenwerte gleich bleiben. Ähnliche Verhältnisse finden sich zwischen den untersuchten Fledermausarten: Propanal und Methylbutyrat werden von *Desmodus* und *Artibeus* gleich gut wahrgenommen, während die Schwelle für Buttersäure bei *Artibeus* höher liegt. Für einen reinen Fruchtfresser, wie *Artibeus,* besitzen die Fettsäuren sicher nicht die gleiche Bedeutung wie für die Vampirfledermäuse, die Warmblüter als Beutetiere auffinden müssen.

Generelle Aussagen über die Riechfähigkeit eines Tieres sind zur Zeit nicht möglich. Es können immer nur die Schwellenwerte für den untersuchten Duftstoff angegeben werden, was nicht ausschließt, daß für andere Gerüche sehr viel bessere oder schlechtere Riechleistungen vorhanden sind. Wegen ihrer Aufspaltung in spezialisierte Ernährungstypen sind die Fledermäuse besonders gut geeignet, Unterschiede im Geruchsvermögen aufzuzeigen.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. H. SCHNEIDER möchte ich herzlich für die Unterstützung der Arbeit danken. Ebenso Herrn Dr. KAFKA für die Bestimmung der Molekülzahlen und Herrn Dr. H. ERKERT, der mir die kolumbianischen Fledermäuse zur Verfügung stellte. Mein besonderer Dank gilt der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die diese Arbeit mit Sachmitteln unterstützte.

Zusammenfassung

Für die Untersuchung der Riechschwellen bei Fledermäusen wurde ein Olfaktometer entwickelt, mit dem es möglich war, kurze Duftreize zu setzen. Der olfaktorische Reiz war mit einem elektrischen Schock gekoppelt, den die Tiere durch Anziehen einer Hinterextremität abschalten, bzw. vermeiden konnten. Die Fledermäuse reagierten auf den Riechstoff mit einer Erhöhung der Atemfrequenz (bei hohen Konzentrationen teilweise auch der Herzfrequenz). Zur Bestimmung der Riechschwelle wurde die Atemfrequenz der Versuche mit Duftstoff mit der geruchsfreier Kontrollen statisch verglichen.

An Vampirfledermäusen *(Desmodus rotundus)* konnte die Riechschwelle für 15 Substanzen (Fettsäuren, Aldehyde, Alkohole, Ester) ermittelt werden. Den niedrigsten Schwellenwert besaßen die Tiere für Propanal mit $6 \cdot 10^8$ Moleküle / cm³ Luft. Bei vergleichenden Untersuchungen an den neotropischen Chiropterenarten *Artibeus lituratus* und *Phyllostomus discolor* fanden sich unterschiedliche Riechleistungen. Zwar lagen die Schwellen für Propanal bei allen drei Fledermausarten im gleichen Bereich ($6 \cdot 10^8 - 6 \cdot 10^9$ Moleküle / cm³), Methylbutyrat wurde jedoch von Phyllostomus ($1{,}8 \cdot 10^9$) geringfügig besser wahrgenommen als von *Desmodus* und *Artibeus* ($1{,}8 \cdot 10^{10} - 6 \cdot 10^{10}$). Bei Buttersäure lag *Artibeus* ($9 \cdot 10^{11} - 3 \cdot 10^{12}$) um den Faktor 30–100 über den Schwellen der beiden anderen Arten ($9 \cdot 10^9 - 9 \cdot 10^{10}$).

Summary

Olfactory thresholds in three neotropical bat species
(Desmodus rotundus, Artibeus lituratus, Phyllostomus discolor)

With a conditioning method, whereby the stimulus was reinforced by electrical shock, olfactory thresholds of 3 neotropical bat species were determined. Changes in the respiration frequency and heart rate (ECG) were used as indicators of odour perception. In *Desmodus* 15 aliphatic odourants (aldehydes, acids, alcohols, ester) were investigated. The lowest threshold was obtained with propionic aldehyde ($6 \cdot 10^8$ molecules/cm³). In *Artibeus* and *Phyllostomus,* propionic aldehyde, butyric acid and butyric methyl ester were employed. Whereas with propionic aldehyde and butyric methyl ester no significant differences were found between the bat species, there was a marked difference in the case of butyric acid:

Desmodus and *Phyllostomus* demonstrated the same olfactory threshold $9 \cdot 10^9 - 9 \cdot 10^{10}$ molecules/cm³), whereas *Artibeus* did not detect more than $9 \cdot 10^{11} - 3 \cdot 10^{12}$ molecules/cm³ of the butyric acid.

Literatur

Adrian, E. D. (1948): The sense of smell. Advances Sci. **4**, 287—292.

— (1951): Olfactory discrimination. L'Année Psychologique **50**, 107—113.

Allison, V. C.; Katz, S. H. (1919): An investigation of stenches and odors for industrial purposes. J. industr. Eng. Chem. **2**, 336—338.

Allison, A. C.; Warwick, R. T. T. (1949): Quantitative observations on the olfactory system of the rabbit. Brain **72**, 186—197.

Amoore, J. E. (1964): Current status of the steric theory of odor. Ann. N. Y. Acad. Sci. 116, 457—476.

Ashton, E. H.; Eayrs, J. T.; Moulton, D. G. (1957): Olfactory acuity in the dog. Nature **179**, 1069—1070.

Baron, G. (1973): Volumetrischer Vergleich sensorischer Hirnstrukturen bei Fledermäusen. Period. biol. **75**, 47—53.

Behrend, K. (1971): Riechen in Wasser und in Luft bei *Dytiscus marginalis* L. Z. vergl. Physiol. **75**, 108—122.

Blum, M. S.; Brand, J. M. (1972): Social insect pheromones: Their chemistry and function. Am. Zoologist 12, 553—576.

Bretting, H. (1972): Die Bestimmung der Riechschwellen bei Igeln *(Erinaceus europaeus* L.) für einige Fettsäuren. Z. Säugetierkunde **37**, 286—311.

Butenandt, A. (1955): Zur Kenntnis der Sexualduftstoffe. Naturw. Rdsch. **8**, 458—464.

Davies, J. T. (1971): Olfactory theories. In: Handbook of Sensory Physiology. Vol. IV. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

Dethier, V. G. (1954): Olfactory responses of blowflies to aliphatic aldehydes. J. Gen. Physiol. **37**, 743—751.

Dethier, V. G.; Yost, M. T. (1952): Olfactory stimulation of blowflies by homologous alkohols. J. Gen. Physiol. **35**, 823—839.

Eayrs, J. T.; Moulton, D. G. (1960): Studies in olfactory acuity. I. Measurement of olfactory thresholds in the rat. Quart. J. Exp. Psychol. **12**, 90—98.

Eisentraut, M. (1957): Aus dem Leben der Fledermäuse und Flughunde. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag.

Fink, E. (1965): Geruchsorgan und Riechvermögen bei Vögeln. Zool. Jb. Physiol. **71**, 429—450.

Fleming, T. H.; Hooper, E. T.; Wilson, D. E. (1972): Three central american bat communities: Structure, reproductive cycles, and movement patterns. Ecology **53**, 555—569.

Gesteland, R. C.; Lettvin, J. Y.; Pitts, W. H.; Rojas, A. (1963): Odor specifities of frog's olfactory receptors. In: Olfaction and Taste. Oxford: Pergamon Press.

Goldenberg, D. M. (1967): Geruchswahrnehmung und Schwellen von Duftgemischen beim Menschen. Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde. Hrsg.: Hermann, A.; Jakobi, H. Leipzig: Joh. Ambrosius Barth Verlag.

Goodwin, G. G.; Greenhall, A. M. (1961): A review of the bats of Trinidad and Tobago. Am. Mus. Nat. Hist. 122.

Greenhall, A. M. (1963): Use of mist nets and strychnine for vampire control in Trinidad. J. Mamm. **44**, 396—399.

— (1965): Aspects of ecology in vampire bat control in Trinidad. Anais do segundo Congresso Latino—Americano de Zoologia. Sao Paulo, Brazil, 321—326.

— (1972): The biting and feeding habits of the vampire bat, *Desmodus rotundus*. J. Zool., Lond., **168**, 451—461.

Grosser, O. (1902): Zur Anatomie der Nase und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Morph. Jb. **29**, 1—77.

Gruch, W. (1957): Über die Riechfähigkeit bei Wanderratten. Zool. Jb., Abt. Physiol. **67**, 65—80.

Jones, F. N. (1955): The reliability of olfactory thresholds obtained by sniffing. Am. J. Psychol. **68**, 289—290.

Kafka, W. A. (1970): Molekulare Wechselwirkung bei der Erregung einzelner Riechzellen. Z. vergl. Physiol. **70**, 105—143.

— (1971): Molekül und Riechzelle. Umschau **71**, 464—468.

Kaissling, K.-E. (1971): Insect olfaction. In: Handbook of Sensory Physiology. IV. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

Kämper, R.; Schmidt, U.: Die Morphologie der Nasenhöhle bei einigen neotropischen Chiropteren (in Vorb.).

Kolb, A. (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. Z. vergl. Physiol. **44**, 550—564.

— (1971): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Nasenhöhle und des Riechepithels einiger Fledermausarten. Z. Säugetierkunde **36**, 202—213.

— (1973): Riechverhalten und Riechlaute der Mausohrfledermaus *(Myotis myotis)*. Z. Säugetierkunde **38**, 277—284.

— Pisker, W. (1964): Über das Riechepithel einheimischer Fledermäuse. Z. Zellforschung **63**, 673—681.

Kriston, L. (1971): Zum Problem des Lernverhaltens von *Apis mellifica* L. gegenüber verschiedenen Duftstoffen. Z. vergl. Physiol. **74**, 169—189.

Kulzer, E. (1958): Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattung *Rousettus* Gray. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **47**, 374—402.

— (1960): Physiologische und morphologische Untersuchungen über die Erzeugung der Orientierungslaute von Flughunden der Gattung *Rousettus*. Z. vergl. Physiol. **43**, 231—268.

— (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldogfledermaus *Tadarida (Mops) condylura* (A. Smith, 1833) (Molossidae). Säugetierkdl. Mitt. **10**, 116—124.

Mann, G. (1951): Esquema ecologico de selva, sabana y cordillera en Bolivia. Santiago: Univ. de Chile.

— (1960): Neurobiologia de *Desmodus rotundus*. Invest. Zool. Chil. **6**, 79—99.

Mathews, D. F. (1972): Response patterns of single neurons in the tortoise olfactory epithelium and olfactory bulb. J. Gen. Physiol. **60**, 166—180.

Mitsumoto, T. (1926): Olfaktometrische Untersuchungen. Z. Sinnesphysiol. **57**, 144—165.

Möhres, F. P.; Kulzer, E. (1956): Über die Orientierung der Flughunde (Chiroptera — Pteropodidae). Z. vergl. Physiol. **38**, 1—19.

Morimura, S. (1933/34): Untersuchungen über den Geruchssinn. Tohoku J. Exper. Med. **22**, 417—448.

Moulton, D. G. (1960): Studies in olfactory acuity. 5. The comparative olfactory sensitivity of pigmented and albino rats. Anim. Behav. VIII, 129—133.

— (1961): Studies in olfactory acuity. III. Relative detectability of n-aliphatic acetates by the rat. Quart. J. Exp. Psychol. **13**, 203—213.

Moulton, D. G.; Ashton, E. H.; Eayrs, J. T. (1960): Studies in olfactory acuity. 4. Relative detectability of n-aliphatic acids by the dog. Anim. Behav. VIII, 117—128.

Moulton, D. G.; Eayrs, J. T. (1960): Studies in olfactory acuity. II. Relative detectability of n-aliphatic alcohols by the rat. Quart. J. Exp. Psychol. **12**, 99—109.

Müller, W. (1968): Die Distanz- und Kontakt-Orientierung der Stechmücken *(Aedes aegypti)* (Wirtsfindung, Stechverhalten und Blutmahlzeit). Z. vergl. Physiol. **58**, 241—303.

Nader, J. S. (1958): Current techniques of odor measurement. A. M. A. Arch. Industr. Health **17**, 537—541.

Nelson, J. E. (1965): Behaviour of Australian Pteropodidae (Megachiroptera). Anim. Behav. **13**, 544—557.

Neuhaus, W. (1953): Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. Z. vergl. Physiol. **35**, 527—552.

— (1955a): Die Unterscheidung von Duftquantitäten bei Mensch und Hund nach Versuchen mit Buttersäure. Z. vergl. Physiol. **37**, 234—252.

— (1955b): Die Form der Riechzellen des Hundes. Naturwiss. **12**, 374—375.

— (1956): Die Riechschwelle von Duftgemischen beim Hund und ihr Verhältnis zu den Schwellen unvermischter Duftstoffe. Z. vergl. Physiol. **38**, 238—258.

Neuweiler, G. (1962): Bau und Leistung des Flughundauges *(Pteropus giganteus gig.* Brünn). Z. vergl. Physiol. **46**, 12—56.

— (1966): Interaction of other sensory systems with the sonar system. In: Busnel, R. G. (Ed.), Les systèmes sonars animaux. Frascati.

— (1969): Verhaltensbeobachtungen an einer indischen Flughundkolonie *(Pteropus g. giganteus* Brünn). Z. Tierpsychol. **26**, 166—199.

Ottoson, D. (1971): The electro-olfactogram. In: Handbook of Sensory Physiology. Vol. IV. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

Passy, J. (1896): Revue générale sur les sensations olfactives. L'Anneé Psychol. **2**, 363—410.

Pfaffmann, C. (1971): Sensory reception of olfactory cues. Biol. Reprod. **4**, 327—343.

Randebrock, R. E. (1970): Über den Einsatz eines Olfaktometers. J. Soc. Cosmetic Chemists **21**, 289—297.

Renwrantz, L. (1973): Freilandversuche mit Hunden zur Bestimmung der Riechschwelle für Buttersäure. Z. Säugetierkunde **38**, 38—63.

Roer, H. (1969): Zur Ernährungsbiologie von *Plecotus auritus* (L.) (Mamm. Chiroptera). Bonner Zool. Beitr. **20**, 378—383.

Sass, H. (1973): Das Zusammenspiel mehrerer Rezeptortypen bei der nervösen Codierung von Geruchsqualitäten. Verh. Deutschen Zool. Ges. **66**, 198—201.

Schmidt, U. (1973): Olfactory threshold and odour discrimination of the vampire bat *(Desmodus rotundus)*. Period. biol. 75, 89—92.

Schmidt, U.; Greenhall, A. M. (1971): Untersuchungen zur geruchlichen Orientierung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. Z. vergl. Physiol. **74**, 217—226.

— — (1972): Preliminary studies of the interactions between feeding vampire bats, *Desmodus rotundus*, under natural and laboratory conditions. Mammalia **36**, 241—246.

Schmidt, U.; Greenhall, A. M.; Lopez-Forment, W. (1970): Vampire bat control in Mexico. Bijdragen tot de Dierkunde **40**, 74—76.

— — — (1971): Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* im Staate Puebla, Mexiko. Z. Säugetierkunde **36**, 360—370.

Schmidt, U.; Manske, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. Z. Säugetierkunde **38**, 14—33.

Schneider, D.; Lacher, V.; Kaissling, K.-E. (1964): Die Reaktionsweise und das Reaktionsspektrum von Riechzellen bei *Antheraea pernyi* (Lepidoptera, Saturnidae). Z. vergl. Physiol. **48**, 632—662.

Schwarz, R. (1955): Über die Riechschärfe der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **37**, 180—210.

Seifert, K.; Ule, G. (1967): Die Ultrastruktur der Riechschleimhaut der Maus. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **76**, 147—169.

Skramlik, E. v. (1948): Über die zur minimalen Erregung des menschlichen Geruchs- bzw. Geschmackssinnes notwendigen Molekülmengen. Pflügers Arch. **250**, 702—716.

Stephan, H. (1967): Zur Entwicklungshöhe der Insektivoren nach Merkmalen des Gehirns und die Definition der „Basalen Insektivoren“. Zool. Anz. **179**, 177—199.

Stephan, H.; Pirlot, P. (1970): Volumetric comparisons of brain structures in bats. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **8**, 200—236.

Suthers, R. A. (1970): Vision, olfaction, taste. In: Wimsatt, Biology of bats, vol. II. New York—London: Academic Press.

Tucker, D. (1971): Nonolfactory responses from the nasal cavity: Jacobson's Organ and the trigeminal system. In: Handbook of Sensory Physiology. Vol. IV. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

Vareschi, E. (1971): Duftunterscheidung bei der Honigbiene — Einzelzell-Ableitungen und Verhaltensreaktionen. Z. vergl. Physiol. **75**, 143—173.

Villa-R., B. (1966): Los murcielagos de Mexico. Mexico: Inst. Biol., Univ. Nac. Auton.

Wright, R. H. (1964): Odour and molecular vibration: the far infra-red spectra of some perfume chemicals. Ann. N. Y. Acad. Sci. **116**, 552.

Zuschneid, K. (1973): Die Riechleistung des Hundes. Diss. Fachber. Veterinärmed. Berlin: Freie Universität.

Anschrift des Verfassers: Dr. Uwe Schmidt, Zoologisches Institut, D — 53 Bonn, Poppelsdorfer Schloß